Physiologisch-ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Wasserabgabewiderstände

Inaugural-Dissertation
der Philosophischen Fakultät II
der Universität Bern zur Erlangung
der Doktorwürde

vorgelegt von

Max Welten
von Saanen (Kt. Bern)

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin / 1933

Physiologisch-ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Wasserabgabewiderstände

Inaugural-Dissertation
der Philosophischen Fakultät II
der Universität Bern zur Erlangung
der Doktorwürde

vorgelegt von

Max Welten
von Saanen (Kt. Bern)

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin / 1933

Von der Philosophischen Fakultät II
nach Gutachten des Herrn Pd. Dr. W. Lüdi auf Antrag
des Herrn Prof. Dr. Ed. Fischer angenommen.

Bern, 26. Januar 1933.

Der Dekan: P. Gruner.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus
Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik
Band 20, Heft 1.

MEINEM LIEBEN VATER
ZUM 60. GEBURTSTAG
GEWIDMET

Einleitung.

Von pflanzensoziologischen und synökologischen Studien ausgehend gewann das Gebiet des Wasserhaushalts der Pflanzen für mich vermehrtes Interesse. Die notwendige exakt-wissenschaftliche Grundlegung verhinderte vorläufig ausgedehnte ökologische Messungen. Doch dürfte sich die für die Methodik und Physiologie aufgewandte Mühe lohnen, um so mehr, als trotz der großen Zahl der Publikationen der letzten Jahre immer noch grundlegende Schwierigkeiten und Meinungsverschiedenheiten bestehen.

Für die Leitung und Unterstützung meiner Arbeit und das ihr stetsfort entgegengebrachte Interesse danke ich Herrn Privatdozent Dr. W. Lüdi (Bern, Zürich) herzlich. Zu großem Dank verpflichtet bin ich auch meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ed. Fischer, der mir die Mittel des Botanischen Institutes weitgehendst zur Verfügung stellte. Für die Anschaffung der Bungeschen Reiseprobierwaage mit Luftdämpfung, ohne die die vorliegenden Untersuchungen zum Teil nicht, zum Teil nur mit Schwierigkeiten hätten durchgeführt werden können, spreche ich der Haller-Stiftung der Universität Bern und dem Bernischen Hochschulverein meinen besten Dank aus. Herrn Prof. Dr. F. Ephraim (Bern) danke ich bestens für die Mitteilung der bekanntgewordenen Messungen des Kobaltchloriddampfdruckes. Für das meinen Untersuchungen entgegengebrachte Interesse erstatte ich meinen aufrichtigen Dank auch den Herren Prof. Dr. W. Rytz und Privatdozent Dr. G. v. Büren.

Nach den nötigen Vorversuchen wurde der experimentelle Teil meiner Arbeit zur Hauptsache im Jahre 1931 am Wohnort meiner Eltern, in Spiez am Thunersee, ausgeführt.

A. Methodische, physikalische und physiologische Grundlagen.

I. Der Wasserabgabewiderstand.

1. Allgemeines zum Widerstandsbegriff.

Je tiefer wir in die Probleme der Biologie einzudringen versuchen, desto deutlicher wird uns das Netz der Verkettung von Ursachen und Wirkungen, desto klarer wird uns, daß nicht alles im biologischen Geschehen biologisch ist. Ja, wir können leicht den Eindruck bekommen, daß die biologischen Vorgänge physikalisch-chemischer Natur seien.

Wir wissen über das Endresultat der biologischen Forschung nichts. Wir wissen aber, daß nur eine streng wissenschaftliche und logisch fortschreitende Behandlung der physikalischen und chemischen Erscheinungen imstande sein wird, den biologischen Kern des Lebens herauszuschälen — wenn es einen solchen gibt — und wenn dieser nicht etwa gerade in der spezifischen Verkettung von Ursachen und Wirkungen liegt.

In dieser Erkenntnis sind wir bestrebt, auch im physiologisch-ökologischen Arbeitsgebiet physikalische und chemische Methoden anzuwenden und zu einer mathematischen Formulierung der Ergebnisse zu gelangen. Auch dieser Forschungsrichtung bleiben Mißgriffe nicht erspart; sie rühren meist von ungenügender Klarheit über die Grundlagen her.

Unsichere Grundlagen und schlecht definierte Größen haben auch der Erforschung des Wasserhaushalts der Pflanzen außerordentliche Schwierigkeiten bereitet.

Die Transpirationsforschung der letzten Jahrzehnte hat die Wasserabgabe, den qualitativen Einfluß der Stomata, die Bedingtheit der Transpiration durch äußere Faktoren und eine gewisse Ähnlichkeit mit der Verdunstung sichergestellt. Zahllose Messungen wurden unter allen möglichen natürlichen und künstlichen Bedingungen ausgeführt. Leider müssen wir heute feststellen, daß nicht einmal der einfachere Vorgang der Verdunstung einer freien Wasserfläche physikalisch gut abgeklärt und mathematisch behandelbar ist. Und, was in diesem Falle um so notwendiger wäre, die Begleitumstände der Messungen sind nirgends genügend vollständig wiedergegeben. Damit stehen wir vor zahllosen einmaligen und nichtreproduzierbaren Naturgeschehen, vor Meßergebnissen, die nur mir großen Bedenken verglichen werden dürfen.

Die völlige Klärung der *physikalischen Grundlagen* einerseits und die Beibringung *wohldefinierter Meßergebnisse* andererseits sind die großen Aufgaben der Transpirationsforschung der nächsten Zeit.

Zwei Mittel stehen uns zur Verfügung, Meßergebnisse vergleichbar zu machen: Messungen unter genau den *gleichen Bedingungen* und *rechnerische Reduktion* auf Einheitsbedingungen. Die Herstellung gleicher Bedingungen bietet verschiedene versuchstechnische, oft kaum zu überwindende Schwierigkeiten und verhindert ausgedehnte Messungen im

Freien. Die Reduktion auf Einheitsbedingungen aber setzt die Kenntnis der Abhängigkeit des Transpirationsvorganges von den ihn beeinflussenden Faktoren voraus. Deshalb müssen wir den *Reduktionen* ganz besondere Aufmerksamkeit schenken.

Soweit wir den Transpirationsvorgang heute überblicken können, wird er von genau der gleichen Gruppe von Faktoren beeinflußt wie die Verdunstung, dazu aber noch von einer Gruppe von physiologischen Faktoren wie Spaltöffnungsbewegung, incipient drying, morphologischen Unterschieden usw. SEYBOLD (1929) hat die beiden Gruppen unter den Namen der *physikalischen* und *physiologischen Komponente* der Transpiration auseinandergehalten. Obwohl sich die Grenzen später etwas verwischen werden, halten wir diese Unterscheidung deshalb für praktisch wohl begründet, weil die physikalischen Faktoren am ehesten eine gesetzmäßige Fassung gestatten.

SEYBOLD (1930) hat die Reduktionen in der Form seiner vielumstrittenen *Widerstandsformel* (STOCKER 1931, WALTER 1931, SCHRATZ 1931) teilweise durchgeführt. Diese lautet:

$$w = \frac{0{,}36 \cdot \varrho \cdot \alpha}{V}$$

worin w = Widerstand in absoluten Einheiten, ϱ = Wasserdampfkonzentrationsdifferenz in g/cbm, V = Verdunstungsmenge in g/qdm Std., α = Korrektionsfaktor und eine Art Austauschzahl (vgl. S. 55). SEYBOLD hat seine Widerstandsformel als Analogieformel zum OHMschen Gesetz der Elektrizitätslehre gebildet, was an sich schon zu Bedenken Anlaß gab (vgl. S. 49 dieser Arbeit).

Hier soll eine ähnliche *Widerstandsformel* unter dem Gesichtspunkt der Reduktion abgeleitet werden.

Wenn zwei gleich große Blätter gleichzeitig und gleich lange unter gleichen versuchstechnischen Außenbedingungen transpirieren, oder wenn ein und dasselbe Blatt in aufeinanderfolgenden kurzen und gleichen Zeiträumen transpiriert, können die abgegebenen Wassermengen direkt als Maß für das morphologisch und physiologisch bedingte Verhalten zur Wasserabgabe aufgefaßt werden. Eine Reduktion ist hier nicht notwendig (Schwierigkeiten: Variabilität von einem Blatt zum anderen, Unregelmäßigkeiten im physiologischen Verhalten).

Sobald die Dauer zweier Versuche verschieden ist, muß eine erste Reduktion, diejenige auf gleiche *Zeitdauer*, ausgeführt werden. Beinahe alle Botaniker werden es als selbstverständlich betrachten, daß man zu diesem Zweck durch die Anzahl der Sekunden oder Minuten oder Stunden dividiert. Aber so selbstverständlich ist das nicht. Wir setzen dabei voraus, daß die Verdunstungsmenge der ersten Potenz der Zeitdauer proportional verläuft. Unter der Voraussetzung, daß der Verdunstungsvorgang ein reiner Diffusionsvorgang in absolut ruhiger Luft ist, darf Proportionalität zur ersten Potenz wenigstens für einen beginnenden

Verdunstungsvorgang nicht angenommen werden. Bei der Kobaltprobe hängt der Dampfdruck von der Versuchsdauer ab, weshalb nicht einfach durch die Zeitdauer dividiert werden darf. Nur dem Umstand, daß die Verdunstung kein reiner Diffusionsvorgang ist (vgl. den Abschnitt über den Verdunstungswiderstand S. 55 f.), haben wir die bekannte einfache Zeitproportionalität zu verdanken, die in den meisten Fällen doch gut erfüllt sein dürfte. Nach Vornahme dieser Reduktion bleibt als Maß für das morphologische und physiologische Verhalten nicht mehr eine Masse, sondern Masse/Zeiteinheit, also eine *Stromstärke*.

Eine zweite Reduktion ist notwendig, wenn die Untersuchungsobjekte nicht flächengleich sind, die *Flächenreduktion*. Diese ist, so einfach sie scheint, in höherem Maße problematisch als die Reduktion der Zeitdauer. Aus den vielen tastenden physikalischen Versuchen geht doch das eine klar hervor, daß die Verdunstung keineswegs der Fläche proportional verläuft. Der Grund, warum noch niemand die Konsequenzen aus dieser Tatsache gezogen hat, ist dreifach: 1. Für freie Wasserflächen fehlt bis heute eine endgültige physikalische Behandlung des Problems; für mittlere Flächengrößen (Durchmesser von mehreren Zentimetern) ist nach empirischen Befunden von Renner (1910), Thomas und Ferguson (1917), Seybold (1927) u. a. ein Flächenexponent von 0,75—0,83 einzusetzen. 2. Die Übertragung auf die Transpiration ist vorläufig noch unsicher; bei geschlossenen Spalten dürften dieselben Exponenten, bei offenen solche zwischen 0,75 und 1,0 richtig sein. 3. In gewissen Fällen ist keine physikalische, sondern nur eine rechnerische Reduktion mit dem Exponenten 1 notwendig, überall dort nämlich, wo es sich um den Wasserumsatz eines *ganzen* Blattes oder einer *ganzen* Pflanze handelt; wo es sich aber um die Abhängigkeit der Transpiration von der Stomaweite, von der Wand- und Kutikuladicke, von der Luftwegigkeit, vom Wassersättigungszustand der Zellen, vom Alter und Ernährungszustand eines Blattes usw. handelt, also bei mehr physiologischen Versuchen, hat die physikalische Reduktion die einfache Mittelwertberechnung zu ersetzen. Man muß zugeben, daß in gewissen Fällen die Abweichung nicht groß ist, darf aber diesen Punkt nicht aus dem Auge verlieren.

Damit sind die zwei üblichsten, keineswegs unproblematischen Reduktionen genannt. Werden auf dieser Grundlage Messungen verschiedener Tageszeiten, Gesellschaften oder Klimate ohne weitere Reduktionen verglichen, wie das in jeder Transpirationsarbeit der Fall ist, so werden nicht die Pflanzen einander gegenübergestellt, sondern die Komplexe Pflanze-Klima-Wetter-versuchstechnische Spezialbedingungen. Das ist oft der Zweck der Untersuchungen; gelegentliche Angaben über Temperatur, Luftfeuchtigkeit, morphologische Merkmale usw. lassen aber erkennen, daß meist auch die Probleme der „Anpassung", der morphologisch-physiologischen Einstellung der Pflanze zur Umwelt im Vordergrund stehen. Wie oft sind solche auf Zeit- und Flächeneinheit reduzierte

Transpirationsmessungen mit Baumerkmalen und Lebensgewohnheiten der Pflanzen verglichen worden! Waren die Umweltbedingungen dabei verschieden, so war der Vergleich unerlaubt, waren sie gleich und der Vergleich erlaubt, so diente als Vergleichsmaß — und das sei hier betont — nicht eine Wassermenge, also eine Masse, sondern Wassermenge/Zeit- und Flächeneinheit, eine Größe, die man als *mittlere spezifische Stromstärke* bezeichnen muß. Die bisherige Praxis der Transpirationsforscher kennt also eine Größe, die bei präziser Bezeichnung ebenso physikalisch (hydro- und elektrodynamisch) aussieht wie der Begriff *Widerstand*, der durch die Seyboldsche Formel (S. 47) definiert worden ist, und der nun unter dem Gesichtspunkt der Reduktionen abgeleitet werden soll. (Die Bedeutung der Reduktion auf Gewichtseinheit soll später, S. 125 und 160, behandelt werden.)

Werden Freilandversuche nicht gleichzeitig am gleichen Ort ausgeführt, so sind im allgemeinen alle Außenfaktoren verschieden, was so gut wie bei der Versuchsdauer und der Fläche Reduktionen verlangt. Soweit bekannt, dürften sich diese Außenfaktoren erschöpfen in Wasserdampfkonzentrationsdifferenz, Temperatur, Luftdruck, Wind und Luftturbulenz.

Meist wird die Wasserdampfkonzentrationsdifferenz der weitaus wichtigste Faktor sein, ein Faktor, der bei gleicher Stomaweite die Transpirationsmenge um Hunderte von Prozenten verändern kann. Sie wird in absolutem Maß in g/ccm, praktisch (z. B. Psychrometertafeln) in g/cbm oder mg/cdm gemessen. Als erster hat Maximov (1923) diese Reduktion vorgenommen, indem er die Transpirationsgröße auf 10 mm Hg Sättigungsdefizit der Luft umrechnete. Dabei setzte er voraus, daß Blatttemperatur gleich Lufttemperatur und Dampfdruckdifferenz gleich Sättigungsdefizit der Luft seien, was wir als nicht allgemein gültig abändern. Die elektrischen Temperaturmessungen Seybolds (1929 und spätere Arbeiten) und meine eigenen Blatt-Temperaturmessungen mit dem Quecksilberthermometer zeigen oft beträchtliche Unterschiede gegenüber Lufttemperatur an, weshalb man statt Sättigungsdefizit der Luft Konzentrationsdifferenz Blatt/Luft zu setzen hat. Die Maximovsche Reduktion unterscheidet sich aber von der Seyboldschen noch dadurch, daß sie als Korrektion der spezifischen Stromstärke behandelt wird, indem die Meßergebnisse nicht auf Konzentrationsdifferenzeinheit, sondern auf eine mittlere Konzentrationsdifferenz (bzw. Dampfdruckdifferenz) von 10 mm Hg umgerechnet werden. Dadurch wird die Einführung einer neuen Größe vermieden; nach dieser Umrechnung haben wir immer noch eine spezifische Stromstärke, oder wie Maximov es bezeichnet: „Intensität der Transpiration".

Wichtiger als diese Abweichungen ist die Tatsache, daß in der Beziehung Maximovs bereits die Annahme steckt, daß die Verdunstung der ersten Potenz der Konzentrationsdifferenz proportional verläuft.

Das steht in voller Übereinstimmung mit den Gesetzen der Diffusionsphysik (vgl. die Abschnitte über Diffusion in KOHLRAUSCH, MÜLLER-POUILLET u. a.), muß aber auf seine Zulässigkeit geprüft werden, sobald nicht mehr reine Diffusion vorliegt, die sehr selten verwirklicht ist.

Für den Fall einer nicht zu raschen Luftbewegung wird eine dünne, flüssigkeitsnahe Luftschicht Flüssigkeitstemperatur annehmen. Dadurch wird ihre eigene, schon in der Umgebungsluft vorhandene Wasserdampfkonzentration (die absolute Feuchtigkeit in g/cbm!) kaum verändert (Wärmeausdehnung). Ihr Wasserdampfaufnahmevermögen, ihre Kapazität und damit auch ihr Wasserdampfgehaltsdefizit ändert sich aber mit der Temperatur (was bei Betrachtung der physikalischen Sättigungskonzentrationstafeln ohne weiteres klar wird). Die Differenz aus der der Flüssigkeitstemperatur entsprechenden Sättigungskonzentration und der Wasserdampfkonzentration der Umgebungsluft ist die auch den Diffusionsvorgang bestimmende Konzentrationsdifferenz. Schließlich darf man nicht vergessen, daß die Luftbewegung die Diffusionsvorgänge keineswegs ausschaltet, so daß die Übergänge immer gleitend sind.

In Anbetracht der recht befriedigenden Kenntnis des gesetzmäßigen Zusammenhanges zwischen Verdunstungsmenge und Wasserdampfkonzentrationsdifferenz ist es angebracht, die Reduktion hier wie bei Zeitdauer und Fläche durch Division vorzunehmen. Dadurch führen wir als Vergleichsmaß für das morphologisch-physiologische Verhalten eines Pflanzenteils zur Wasserabgabe eine neue Größe ein, das *Flächenleitvermögen*. Der reziproke Wert dieses Flächenleitvermögens ist im Sprachgebrauch der Ökologen seit langem bekannt unter der Bezeichnung *Verdunstungs-* und *Transpirationswiderstand*.

Bevor die physikalische Berechtigung der Bezeichnung „Widerstand" aufgezeigt wird, soll noch die Frage der Reduktion der übrigen Außenfaktoren behandelt werden. Einer der wirksamsten Außenfaktoren der Transpiration dürfte nach der Konzentrationsdifferenz in sehr vielen Fällen der *Wind* sein (Turbulenz der Luft wirkt gleich), ein Faktor, der die Verdunstung einer Wasserfläche, gelegentlich aber auch die Transpiration um über 100% steigern kann. Leider sind die physikalischen Grundlagen hier nicht ausreichend zur Vornahme einer befriedigenden Reduktion. Die Formel von JEFFREYS (1918) gibt an, daß bei mittleren Verhältnissen die Verdunstungsmenge einer freien Wasserfläche der Wurzel aus der Windgeschwindigkeit proportional verläuft. Für sehr kleine und sehr große Flächen stimmt das nicht, darf aber insbesondere absolut nicht auf Verdunstungskörper von Blattstruktur übertragen werden. Die Kurve der Abhängigkeit der Transpiration vom Wind bleibt künftigen Forschungen zur Untersuchung überlassen. Für jede Pflanzenart für jede Spaltöffnungsweite, für jeden veränderten Blattwassergehalt und jeden anderen Grad der Luftwegigkeit, ja für jedes einzelne Blatt wird man eine andere Kurve finden, so daß es vorläufig mindestens sehr

fraglich ist, ob man je zu einer befriedigenden rechnerischen Reduktion der Luftbewegung gelangen wird. Es wäre deshalb wenigstens vorsichtig, nur solche ökologische Messungen zu vergleichen, die zu ähnlichen Windgeschwindigkeiten gehören, vorausgesetzt, daß die Windgeschwindigkeit am Meßstandort gemessen wurde. Man könnte methodisch auch so vorgehen, daß man kurzfristige Messungen das eine Mal am Blattstandort, das andere Mal in einem ganz zugfreien Raum ausführt.

Die Nichtbeachtung der zwei übrigbleibenden Faktoren, *Temperatur* und *Luftdruck*, die die Diffusionsgeschwindigkeit beeinflussen, bedingt meist kleinere Fehler. Bei längeren Untersuchungsperioden am gleichen Ort kann der Fehler aber doch über 20%, bei Vergleich von Versuchen verschiedener Klimata und Höhenlagen aber auch bis 50% und mehr betragen. Es ist deshalb angebracht, diese Reduktion vorzunehmen, um so mehr, als die gesetzmäßige Beziehung der Diffusion zu Temperatur und Luftdruck ziemlich gut bekannt ist in der Formel für den Diffusionskoeffizienten D: D_0 = Diffusionskoeffizient bei 0°, 760 mm Hg:

$$D = D_0 \left(\frac{273 + t}{273}\right)^{1,8} \frac{760}{p} \qquad \begin{array}{l} t = \text{Temperatur in Celsiusgraden} \\ p = \text{Luftdruck in mm Hg} \end{array}$$

Infolge der Nichtübereinstimmung theoretischer Folgerungen und empirischer Befunde besteht in bezug auf den Exponenten einige Unsicherheit (vgl. die physikalischen Handbücher), weshalb der Exponent 1,8 vermittelnd gewählt wurde. Eine Reduktion auf 1° absolut und 1 mm Hg mit Hilfe der Beziehung $D \cdot T^{1,8}/p = \text{konst.}$ bestimmt nicht nur unnötig neue Einheiten, sondern wäre geradezu falsch, da die genannte Beziehung für diese Größenordnungen wahrscheinlich nicht mehr gilt. Deshalb wird die Reduktion am besten wie beim Diffusionskoeffizienten relativ durchgeführt, als Korrektion behandelt, dadurch, daß wir das Flächenleitvermögen auf 0° C und 760 mm Hg Luftdruck umrechnen. Der Korrektionskoeffizient n für Temperatur und Luftdruck erhält so den Wert:

$$n = n_t \cdot n_p = \left(\frac{273 + t}{273}\right)^{1,8} \frac{760}{p}$$

Das Flächenleitvermögen ist durch n zu dividieren, der Flächenwiderstand mit n zu multiplizieren. Einige Werte von n_t (Korrektionskoeffizient für Temperatur) und n_p (Korrektionskoeffizient für Luftdruck) sind in Tabelle 1 zusammengestellt. n wird leicht durch Multiplikation mit dem Rechenschieber gewonnen oder durch Aufstellen einer graphischen Rechentafel. Bei genaueren Untersuchungen müßte man berücksichtigen, daß diese Korrektionen nur für den Diffusionsanteil der Verdunstung gelten.

Wir stellen die angeführten Beziehungen in mathematischer Kurzsprache zusammen und wählen folgende Bezeichnungen:

v = Verdunstungsmenge in Gramm
z = Zeitdauer in Sekunden
F = Fläche in Quadratzentimetern
C = Konzentrationsdifferenz in g/ccm
n = Korrektionskoeffizient für Temperatur und Luftdruck
i = Stromstärke
I = Spezifische Stromstärke
l″ = Flächenleitvermögen (ohne Korrektionen)
l′ = Flächenleitvermögen
w = Flächenwiderstand

Es ergeben sich folgende Formeln:

	Formel:	Dimension:
Ohne Reduktion	$v \equiv v$	[g]
1. Mit Reduktion der Zeitdauer	$i = \frac{v}{z}$	[g sek^{-1}]
2. Mit Reduktion der Fläche	$I = \frac{i}{F} = \frac{v}{zF}$	[cm^{-2} g sek^{-1}]
3. Mit Reduktion der Konzentrationsdifferenz	$l'' = \frac{I}{C} = \frac{v}{CzF}$	[cm sek^{-1}]
4. und 5. Mit Reduktion der Temperatur und des Luftdrucks	$l' = \frac{l''}{n} = \frac{v}{nCzF}$	[cm sek^{-1}]
Flächenwiderstand	$w = \frac{1}{l'} = \frac{nCzF}{v}$	[cm^{-1} sek]

Tabelle 1. Korrektionskoeffizienten zur Reduktion von Verdunstungsmessungen auf 0° Temperatur (n_t) und 760 mm Hg Luftdruck (n_p).

t = Temperatur in Celsiusgraden; p = Luftdruck in mm Hg. Der in den Formeln erwähnte Korrektionskoeffizient n ist $n = n_t \cdot n_p$.

t	n_t	t	n_t	t	n_t	p	n_p	p	n_p	p	n_p
—10	0,935					780	0,974	665	1,143	550	1,382
— 5	0,967					775	0,981	660	1,152	545	1,395
0	1,000	20	1,136	40	1,279	770	0,987	655	1,160	540	1,407
1	1,006	21	1,143	41	1,287	765	0,994	650	1,169	535	1,421
2	1,013	22	1,150	42	1,294	760	1,000	645	1,178	530	1,434
3	1,020	23	1,157	43	1,301	755	1,007	640	1,188	525	1,448
4	1,027	24	1,164	44	1,309	750	1,013	635	1,193	520	1,462
5	1,033	25	1,171	45	1,316	745	1,020	630	1,206	515	1,476
6	1,040	26	1,178	46	1,324	740	1,027	625	1,216	510	1,490
7	1,047	27	1,185	47	1,331	735	1,034	620	1,226	505	1,505
8	1,053	28	1,192	48	1,339	730	1,041	615	1,236	500	1,520
9	1,060	29	1,200	49	1,347	725	1,048	610	1,246		
10	1,067	30	1,207	50	1,354	720	1,056	605	1,256	480	1,58
11	1,074	31	1,214			715	1,063	600	1,267	460	1,65
12	1,081	32	1,221	55	1,392	710	1,070	595	1,277	440	1,73
13	1,087	33	1,229	60	1,430	705	1,078	590	1,288	420	1,81
14	1,094	34	1,236	65	1,469	700	1,086	585	1,299	400	1,90
15	1,101	35	1,243	70	1,509	695	1,094	580	1,310	380	2,00
16	1,108	36	1,250	75	1,549	690	1,101	575	1,322	360	2,11
17	1,115	37	1,257	80	1,590	685	1,110	570	1,333	340	2,24
18	1,122	38	1,264			680	1,118	565	1,345	320	2,38
19	1,129	39	1,272			675	1,126	560	1,357	300	2,53
20	1,136	40	1,279			670	1,134	555	1,369		

Der hier zur Ableitung der Widerstandsformel eingeschlagene Weg der Reduktionen ist recht durchsichtig und gestattet die Schwächen der abgeleiteten Beziehung klar zu überblicken, läßt dagegen eine Begrün-

dung für die Bezeichnungen „Leitvermögen" und „Widerstand" völlig vermissen. Diese Lücke wird durch zwei weitere Ableitungswege ausgefüllt, die noch kurz zu besprechen sind. Der eine ist der von GRADMANN (1923) und von SEYBOLD (1930) eingeschlagene Weg der Übertragung einer allgemeineren Form der Erfassung eines Naturvorganges auf die Verhältnisse der Verdunstung. Der Verfasser vorliegender Arbeit hat unabhängig von diesen bereits im Jahre 1928 denselben Weg beschritten. GRADMANN sagt in seiner Arbeit über die Windschutzeinrichtungen der Spaltöffnungen auf S. 467: „Nun ist die in der Zeiteinheit diffundierende Menge direkt proportional der Druckdifferenz und indirekt dem Widerstand . . ." Da GRADMANNs Arbeit eine ausgedehntere Verwendung dieses Ansatzes nicht erforderte, blieb er wohl wenig beachtet, obwohl er tatsächlich umfassender ist als das von SEYBOLD (1930) zugrunde gelegte OHMsche Gesetz der Elektrizitätslehre. Eine große Zahl von chemischen Reaktionen und physikalischen Vorgängen läßt sich in die Form bringen: Menge in der Zeiteinheit $= \frac{\text{Spannungsfaktor}}{\text{Widerstand}}$. Warum soll diese allgemein anerkannte Beziehung nicht auch zur genauen physikalischen Definition des Verdunstungswiderstandsbegriffes dienen, den wir Botaniker doch seit langem mit größter Selbstverständlichkeit verwendeten? Der Spannungsfaktor ist hier die Dampfdruckdifferenz, oder genauer, die Konzentrationsdifferenz C, so daß sich für den Widerstand W die Definitionsgleichung ergibt.

$$W = \frac{C}{i} = \frac{Cz}{v} \; [cm^{-3} \; sek]$$

W ist der Widerstand der verwendeten, beliebig großen Verdunstungsfläche gegen Wasserabgabe: W = *Totalwiderstand*. Der Widerstand eines einzelnen Quadratzentimeters der F qcm großen Fläche gegen die Abgabe der gleichen sekundlichen Wassermenge ist natürlich im Mittel F-mal größer: *Flächenwiderstand* w:

$$w = \frac{CzF}{v} \; [cm^{-1} \; sek]$$

Alle den Widerstand sonstwie beeinflussenden Faktoren müssen als dimensionslose Größen, als Korrektionen, eingeführt werden, da der Widerstand durch die aufgestellten Grundformeln ein für allemal definiert ist. Deshalb durfte auch die Reduktion von Temperatur und Luftdruck nicht anders als durch die dimensionslose Größe n geschehen. Wir brauchen zur Berechnung des Flächenwiderstandes die Formel:

$$w = \frac{nCzF}{v}.$$

Die dritte Art der Ableitung knüpft an die Tatsache an, daß der Diffusionskoeffizient D (oder allgemeiner die Austauschzahl im Sinne von W. SCHMIDT, 1925) physikalisch ein spezifisches Leitvermögen darstellt, und daran, daß Leitvermögen und Widerstand allgemein als reziproke Größen aufgefaßt werden. Es ergibt sich folgende kurze Übersicht:

Spezifisches Leitvermögen	Spezifischer Widerstand
$\lambda = D$ [$cm^2\ sek^{-1}$]	$\omega = \frac{1}{D}$ [$cm^{-2}\ sek$]
Flächenleitvermögen, Leitvermögen der Querschnittseinheit	Flächenwiderstand, Widerstand der Querschnittseinheit
$l' = \frac{D}{h}$ [$cm\ sek^{-1}$]	$w = \frac{h}{D}$ [$cm^{-1}\ sek$]
Totalleitvermögen	Totalwiderstand
$L = \frac{DF}{h}$ [$cm^3\ sek^{-1}$]	$W = \frac{h}{DF}$ [$cm^{-3}\ sek$]

Beachtet man nun noch, daß die Formel für die Verdunstung (Diffusion oder Austausch nach SCHMIDT) lautet:

$$v = D\frac{CzF}{h} = \frac{D}{h} \cdot CzF = \frac{DF}{h} \cdot Cz$$

(h = Höhe, Länge des Konzentrationsabfalls), so folgt:

$$\lambda = \frac{vh}{CzF} \qquad l' = \frac{v}{CzF} \qquad L = \frac{v}{Cz}$$

$$\omega = \frac{CzF}{vh} \qquad w = \frac{CzF}{v} \qquad W = \frac{Cz}{v}$$

Spezifischer Widerstand — Flächenwiderstand — Totalwiderstand

Es ist überflüssig, die erhaltenen Gleichungen zu diskutieren, da alles Nötige für die einzelnen Faktoren bei den Reduktionen erwähnt wurde.

In vorliegender Arbeit sind alle Widerstände in CGS-Einheiten angegeben und berechnet nach der *Formel für den Flächenwiderstand:*

$$w = 0{,}06\ n\ \frac{CzF}{v}$$

C in g/cbm oder mg/cdm; z in Minuten
F in qcm ; v in Milligramm

Setzt man dagegen v in Gramm, F in Quadratdezimeter und z in Stunden (C in g/cbm oder mg/cdm), so folgt:

$$w = 0{,}36\ n\ \frac{CzF}{v} = 0{,}36\ n\ \frac{C}{I}.$$

Diese Gleichung hat mit der von SEYBOLD (1930, S. 274) aufgestellten Gleichung (6) große Ähnlichkeit (s. S. 47 dieser Arbeit), unterscheidet sich aber von ihr doch wesentlich. Wohl sind $C \equiv \varrho$ und $I \equiv V$; aber die grundlegende Verschiedenheit von n und α bewirkt, daß sogar die Widerstände verschieden definiert sind. SEYBOLD sagt S. 295: „Der Widerstand ist als Quotient des Dampfdruckpotentials und der Verdunstungsstärke zu definieren." Mit Rücksicht darauf, daß er selbst nicht Dampfdruckdifferenz, sondern Konzentrationsdifferenz einsetzt, sind wir mit dieser Definition vollkommen einverstanden; die absolute Widerstandseinheit ist danach [$cm^{-1}\ sek$]. In der aufgestellten Gleichung erscheint aber noch ein Faktor α, der nicht, wie SEYBOLD wahrscheinlich glaubt, dimensionslos ist. Aus seiner Gleichung (4, S. 274)

folgt nämlich $[\alpha] = [\text{cm sek}^{-1}]$. Unter Beachtung dieser Dimension wird der Widerstand nach Gleichung (6) zu einer dimensionslosen Größe, was mit der angeführten Definition im Widerspruch steht. Dieser Widerspruch entstammt der Doppelbedeutung, die α in der SEYBOLDschen Ableitung besitzt: α vertritt auf der einen Seite den Diffusionskoeffizienten als Austauschzahl im Sinne W. SCHMIDTs, auf der anderen Seite stellt es einen Korrektionsfaktor dar, der die Tatsache berücksichtigt, daß die Verdunstung nicht proportional der Fläche erfolgt; es ist nicht falsch, diesen Korrektionsfaktor Austauschzahl zu nennen, aber es ist verwirrlich. Wir haben bei den Reduktionen erläutert, wann diese Korrektion nicht nötig ist. Die Annahme $\alpha = 1$ ändert an diesen Bemerkungen nichts; sie hat aber das Gute, daß die von SEYBOLD ermittelten Widerstandszahlen in dem hier vertretenen Sinne numerisch richtig sind und ohne Umrechnung mit den Befunden dieser Arbeit verglichen werden können. Nur der Korrektionsfaktor n im Werte zwischen 1,15 und 1,30 ist den SEYBOLDschen Ergebnissen hinzuzufügen.

2. Der Verdunstungswiderstand.

Die ganze Transpirationsforschung muß ein mühsames und bemühendes Pröbeln bleiben, solange uns die Physik den einfacheren Vorgang der Verdunstung einer freien Wasserfläche nicht befriedigend erklärt. Und sie kann das heute noch nicht! Deshalb ist der Transpirationsforscher nicht nur im Recht, wenn er sich mit der Verdunstungsphysik beschäftigt; es ist seine Pflicht.

a) Verdunstungsversuche.

Der Gedanke war von vornherein naheliegend, die abgeleitete Widerstandsformel auf den einfachen Verdunstungsvorgang anzuwenden. Ich stellte mir vorerst die Frage: Verläuft die Verdunstung der ersten Potenz der Konzentrationsdifferenz proportional? Wäre das der Fall gewesen, so hätte ich als Widerstandskurve bei variabler Konzentrationsdifferenz eine horizontale gerade Linie erhalten müssen.

Die Versuchsmethodik war folgende: Die unumgängliche Bedingung, die Temperatur des Verdunstungskörpers genau messen zu können und das Fehlen einer thermoelektrischen Temperaturmeßvorrichtung verlangten die Anwendung freier Wasserflächen. Niedere, kreisförmige, bis zum Rand mit Wasser gefüllte Blechschalen wurden in kurzen Abständen (meist 1—10 Min.) auf der BUNGEschen Reiseprobierwaage mit Luftdämpfung (die solche Versuche erst ermöglicht) gewogen. Der Gedanke, die Konzentrationsdifferenzänderung durch Temperaturänderung des Wassers herbeizuführen, erwies sich als glücklich, indem der natürliche Abkühlungsvorgang warmen und der Erwärmungsvorgang kalten Wassers gestattete, große Kurvenstücke in kurzer Zeit recht vollständig

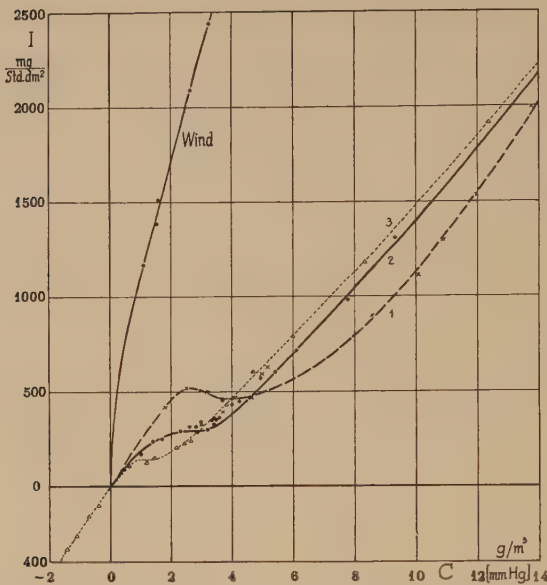

Abb. 1. Der Zusammenhang zwischen der spezifischen Stromstärke der Verdunstung I und der Konzentrationsdifferenz C bei einer kreisförmigen Verdunstungsfläche (d = 6,9 cm). Kurve 1: Tabelle 4; Kurve 2: Tabelle 3; Kurve 3: Tabelle 2; Kurve für Wind: Tabelle 5.

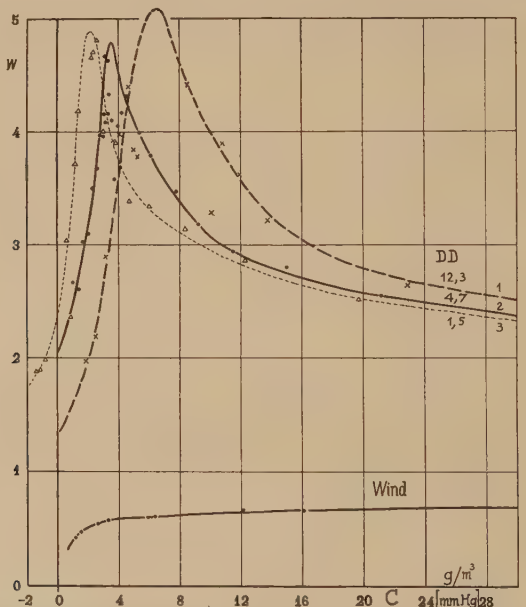

Abb. 2. Der Zusammenhang zwischen dem Flächenwiderstand w und der Konzentrationsdifferenz C für die in Abb. 1 teilweise dargestellten Versuche. DD Dampfdruckdefizit der Luft (Übriges wie Abb. 1).

aufzunehmen. Die Lufttemperatur wurde mit einem Schleuderthermometer bestimmt, das auch zur Messung der Wassertemperatur diente. Die Luftfeuchtigkeit wurde mit Hilfe eines nassen Thermometers festgestellt, das gleichzeitig an einem Holzstab mit einer Geschwindigkeit

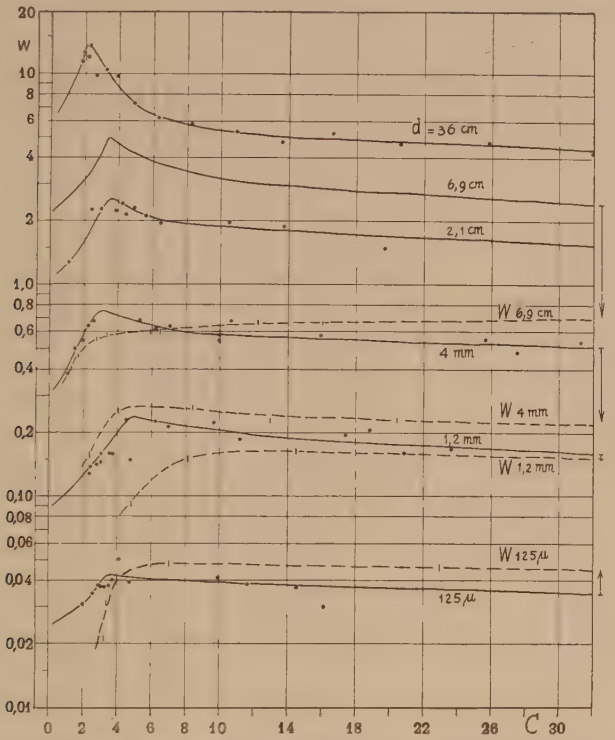

Abb. 3. Die Abhängigkeit des Flächenwiderstandes w von der Konzentrationsdifferenz C und dem Durchmesser d der kreisförmigen Verdunstungsfläche (d ist den einzelnen Kurven direkt beigeschrieben). Gestrichelte Kurven: Windkurven W (Pappdeckelwind von 2—3 m/sek). Ordinatenmaßstab logarithmisch. Tabellen 3—10. Einzelwerte: Ruhe: Punkte; Wind: senkrechte Striche.

von 1—2 m/sek hin und her bewegt wurde. Diese Messungen wiederholte ich in solchen Abständen, daß die Temperatur- und Feuchtigkeitskurve des Versuchsraumes genügend genau gezeichnet werden konnte, um Interpolationen zu ermöglichen. Die Wassertemperatur wurde jeweils gleich lange vor Versuchsbeginn (meist 1 Min.) wie nach Schluß abgelesen, so daß meist eine einfache Mittelbildung genügte; nur bei starken Temperaturänderungen wurden zuerst die zugehörigen Dampfkonzentrationen gesucht, worauf rechnerische oder graphische Mittelbildung erfolgte. Durchgehend wurde dabei an Stelle von Konzentrationstafeln die Psychrometertafel in GRIMSEHL, Lehrbuch der Physik, Bd. 1, 1923, verwendet; nur die Dampfdruckwerte über 30^0 wurden einer Tabelle im Lehrbuch

der praktischen Physik von Kohlrausch (1923) entnommen. Die Wasserschale wurde während der Versuche auf der Waage gelassen, da bei der kurzen Versuchsdauer die beim Transport verursachte Luftbewegung zu große Fehler bedingt hätte. Zur Vermeidung von unkontrollierbaren Luftströmungen wurde aber auch nicht das ganze Waagegehäuse abgehoben, was bei der verwendeten Waage möglich gewesen wäre; ich schob nur nach erfolgter Ablesung die Vordertüre etwa 2 cm in die Höhe (auf einen Stellhaken) und hob jeweils rasch, aber vorsichtig den Deckel des Waagegehäuses ab. Versuchsreihen, bei denen die Einzelversuche abwechselnd so oder bei abgehobenem Gehäuse ausgeführt wurden, ergaben Meßpunkte, die sich gut einer einzigen Kurve einfügten. Erst bei Versuchen mit inverser Verdunstungsfläche, wo der Abstand Waageschale-Fläche relativ klein war, mußte der Verdunstungskörper aus der Waage herausgenommen und die Versuchsdauer entsprechend verlängert werden.

Im folgenden werden einige Versuchsreihen mitgeteilt, die die gestellte Frage vorläufig beantworten, des weitern aber neue, viel wichtigere Grundprobleme aufdecken.

Versuchsergebnisse. 1. Abb. 1 zeigt, daß die Verdunstung nur in ganz groben Zügen der Konzentrationsdifferenz C proportional verläuft.

2. Viel schöner als die Kurve der spezifischen Stromstärke I zeigt das die Kurve des Flächenwiderstandes w: Die Widerstandskurve weist einen Gipfel auf, von dem zwei Äste, scheinbar asymptotisch, nach rechts und links abfallen (Abb. 2).

3. Je größer die Verdunstungsfläche, desto ausgesprochener ist der Gipfel (Abb. 3).

4. Der rechte Kurvenast sinkt weniger rasch ab als der linke (Abb. 2 und 3).

5. Die ganze Kurve erfährt bei trockenerer Luft eine Verschiebung nach rechts (Abb. 2).

6. Bei den Kurven der Windversuche ist ein Gipfel kaum mehr angedeutet, der linke Ast ist aber immer noch stark abfallend (Abb. 3).

7. Für Porenplatten ist der Beweis erbracht (Abb. 3; 125 μ), daß der Wind die Verdunstung hemmen kann.

8. Der Grad der Verdunstungsförderung durch Wind hängt sehr stark von der herrschenden Konzentrationsdifferenz ab. Bedeuten w_r = Ruhewiderstand, w_w = Windwiderstand und q die prozentuale Verdunstungsförderung durch Wind, so gilt nämlich

$$q = \frac{\text{reduzierte Verdunstung im Winde}}{\text{reduzierte Verdunstung in der Ruhe}} \cdot 100 = \frac{w_r}{w_w} \cdot 100\,\%.$$

Folgerungen. Die Ergebnisse 2, 3, 4, 5, 6 (2. Teil) widersprechen vollkommen unseren bisherigen Anschauungen über den Verdunstungsvorgang in ruhiger Luft. Bisher wurde die Verdunstung, besonders auch in Anlehnung an Stefan (1873, 1881) als reiner Diffusionsvorgang betrachtet. Auf Grund dieser Voraussetzung stellte Stefan das nach ihm

Tabelle 2. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz.

Versuch vom 17. 7. 31. Luftdruck b = 709 mm Hg. Schale d = 6,87 cm; F = 37,1 qcm. Mittleres Dampfdruckdefizit etwa 1,5 mm Hg; R. F. etwa 90%. Dargestellt in Abb. 1 und 2. Hier sind die Psychrometerwerte um + 0,10 mm Hg korrigiert worden. Halbe Minuten sind durch ′ bezeichnet. v = Verdunstungsmenge in Milligramm. z = Zeitdauer in Minuten. C = Konzentrationsdifferenz in g/cbm. n = Korrektionskoeffizient für Temperatur (Mittel aus Luft- und Wassertemperatur eingesetzt) und Luftdruck b. w = Flächenwiderstand in [cm^{-1} sek]. I = spezifische Stromstärke in mg Std qdm. d, F = Durchmesser und Fläche der Schale. R. F. = Relative Feuchtigkeit der Luft.

Luft			Wasser		Schale Gewicht 25 g		v	z	C	n	w	I
Temperatur	Feuchtes Therm.	Absol. Feuchtigkeit	Zeit	Temperatur	Zeit	+ mg						
17,6	16,1	12,98	1118′	33,2	1120	3138,0	43,1	2	19,67	1,25	2,54	3485
			1123′	28,1	1122	3094,9						
					1125	3038,8	35,2	3	12,37	1,23	2,88	1902
			1129′	24,6	1128	3003,6						
					1131	2965,0	21,7	3	8,37	1,22	3,14	1172
			1135′	22,4	1134	2943,3						
					1137	2911,0	14,6	3	6,01	1,21	3,34	788
			1141′	20,9	1140	2896,4						
					1143	2875,6	11,2	3	4,70	1,21	3,39	600
			1147′	20,1	1146	2864,4						
					1149	2839,0	8,0	3	3,90	1,21	3,92	432
			1153′	19,4	1152	2831,0						
17,6	16,3	13,24	1156′	19,1	1158	2779,7	6,0	3	3,00	1,20	4,00	324
			1202′	18,7	1201	2773,7						
					1204	2759,4	4,4	3	2,64	1,20	4,81	238
			1208′	18,5	1207	2755,0						
					1210	2736,6	4,1	3	2,41	1,20	4,71	221
			1214′	18,3	1213	2732,5						
					1216	2713,9	6,2	5	2,17	1,20	4,67	201
17,6	16,4	13,38	1222′	18,1	1221	2707,7						
17,5	16,3	13,29	1259′	17,3	1301	2638,5	5,4	6	1,41	1,20	4,18	146
			1308′	17,3	1307	2633,1						
					1310	2622,9	6,6	8	1,15	1,20	3,72	122
			1319′	17,3	1318	2616,3						
17,8	16,6	13,55	1344′	14,2	1346	4069,0	—4,7	3	—1,11	1,19	1,88	—254
			1350′	15,2	1349	4073,7						
					1352	4065,3	—3,2	5	—0,37	1,19	1,53	—104
			1358′	16,0	1357	4068,5						
					1400	4057,9	0,2	3	0,20	1,20	?	?
			1404′	16,5	1403	4057,7						
					1406	4041,3	3,5	7	0,57	1,20	3,04	103
			1414′	16,8	1413	4037,8						
17,8	16,6	13,55	1418′	17,0	1420	4006,5	5,2	5	0,92	1,20	2,36	169
			1426′	17,1	1425	4001,3						
			1457′	13,9	1458	4059,1	—4,0	2	—1,41	1,19	1,87	—327
17,8	16,6	13,55	1501′	14,7	1500	4063,1						

Tabelle 3. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz.

Versuch vom 20. 7. 31. b = 701 mm Hg. Schale d = 6,87 cm; F = 37,1 qcm. Mittleres Dampfdruckdefizit 4,7 mm Hg. R. F. etwa 70% (sonst wie Tabelle 2). Abb. 1, 2.

Luft			Wasser		Schale Gewicht 25 g		v	z	C	n	w	I
Temperatur	Feuchtes Therm.	Absol. Feuchtigkeit	Zeit	Temperatur	Zeit	+ mg						
17,4	13,9	10,07	1036	39,5	1037	2414,0	82,4	2	34,00	1,28	2,35	6670
			1040	32,1	1039	2331,6						
					1041	2273,5	46,5	2	21,23	1,26	2,56	3770
			1044	27,7	1043	2227,0						
					1045	2202,7	29,9	2	15,08	1,25	2,81	2420
			1048	24,7	1047	2172,8						
					1049	2181,0	21,7	2	11,57	1,24	2,94	1760
			1052	22,8	1051	2159,3						
					1053	2146,0	16,1	2	9,37	1,23	3,19	1305
			1056	21,3	1055	2129,9						
					1057	2116,3	12,2	2	7,79	1,22	3,47	988
			1100	20,2	1059	2104,1						
17,7	14,3	10,42	1103	19,6	1104	2088,5	8,8	2	6,13	1,22	3,79	713
			1107	18,8	1106	2079,7						
					1108	2082,0	7,4	2	5,44	1,22	3,99	600
			1111	18,3	1110	2074,6						
					1112	2090,5	7,0	2	4,96	1,21	3,82	567
			1115	17,9	1114	2083,5						
					1116	2073,5	5,7	2	4,58	1,21	4,32	462
			1119	17,6	1118	2067,8						
					1120	2066,2	5,5	2	4,26	1,21	4,17	445
			1123	17,3	1122	2060,7						
					1124	2058,8	5,3	2	4,00	1,21	4,06	429
			1127	17,1	1126	2053,5						
17,9	14,6	10,61	1132	17,0	1133	2052,1	5,6	2	3,72	1,21	3,58	453
			1136	16,8	1135	2046,5						
					1137	2051,5	4,7	2	3,58	1,21	4,10	380
			1140	16,7	1139	2046,8						
					1141	2048,3	4,3	2	3,47	1,21	4,34	350
			1144	16,6	1143	2044,0						
					1145	2043,3	4,0	2	3,44	1,21	4,63	324
			1148	16,6	1147	2039,3						
					1149	2038,0	4,4	2	3,39	1,21	4,15	357
			1152	16,5	1151	2033,6						
					1153	2037,0	4,4	2	3,34	1,21	4,08	356
			1156	16,5	1155	2033,3						
18,0	14,6	10,66	1201	16,5	1202	2020,6	4,3	2	3,30	1,21	4,13	348
			1205	16,5	1204	2016,3						
17,6	14,2	10,34	1238	16,0	1239	2153,6	3,6	2	3,18	1,21	4,67	296
			1242	16,0	1241	2150,0						
			1256	16,0	1257	2107,8	6,1	3	3,00	1,21	3,96	330
17,9	14,5	10,58	1301	16,1	1300	2101,7						
17,7	14,5	11,18	1320	14,1	1321	4401,0	3,0	3	1,00	1,20	2,67	162
			1325	14,6	1324	4398,0						
					1326	4390,1	4,3	3	1,40	1,20	2,61	233
			1330	14,9	1329	4385,8						
					1331	4368,3	4,5	3	1,70	1,20	3,03	243
			1335	15,1	1334	4363,8						
					1336	4370,8	5,2	3	2,00	1,21	3,10	281
			1340	15,4	1339	4365,6						
					1341	4370,8	5,3	3	2,30	1,21	3,50	286

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Luft			Wasser		Schale Gewicht 25 g		v	z	C	n	w	I
Temperatur	Feuchtes Therm.	Absol. Feuchtigkeit	Zeit	Temperatur	Zeit	+ mg						
17,7	14,5	11,18	1345	15,6	1344	4365,5						
18,1	14,7	10,74	1349	15,7	1350	4351,0	5,7	3	2,60	1,21	3,68	308
			1354	15,8	1353	4345,3						
			1400	16,0	1401	4335,0	5,7	3	2,80	1,21	3,97	308
18,3	14,8	10,77	1405	16,1	1404	4329,3						

Tabelle 4. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz.

Versuch vom 18. 7. 31. b = 707 mm Hg. Schale d = 6,87 cm; Fläche = 37,1 qcm. Mittleres Dampfdruckdefizit 12,3 mm Hg; R. F. etwa 57% (sonst wie Tabelle 2). Abb. 1, 2. Da dieser Versuch im Estrich unter sonnebeschienenem Dach ausgeführt wurde, war die Dampfdruckmessung für Luft etwas unsicher. Der zweite Versuch dieser Reihe diente deshalb zur Ermittlung einer Korrektionsgröße von 2,75 mm Hg, die zu den psychrometrisch ermittelten Dampfdrucken addiert wurde. Der C-Wert des ersten Versuches ist trotzdem recht unsicher.

Luft			Wasser		Schale Gewicht 28 g		v	z	C	n	w	I
Temperatur	Feuchtes Therm.	Absol. Feuchtigkeit	Zeit	Temperatur	Zeit	+ mg						
28,7	20,7	16,8	1758	17,6	1759	446,1	— 1,7	2	(—1,2)	1,25	(3,92)	— 138
			1802	19,0	1801	447,8						
					1803	459,2	+ 0,2	2	±0	1,25	?	± 0
			1806	20,1	1805	459,0						
28,5	20,6	16,8	1809	20,8	1810	480,1	5,1	2	1,8	1,25	1,97	+ 413
			1813	21,3	1812	475,0						
					1814	483,4	6,4	2	2,5	1,26	2,19	518
			1817	21,8	1816	477,0						
					1818	491,0	6,2	2	3,2	1,26	2,90	502
			1821	22,2	1820	484,8						
					1822	490,0	5,3	2	3,7	1,26	3,92	428
			1825	22,5	1824	484,7						
					1826	489,7	5,8	2	4,1	1,26	3,97	468
			1829	22,7	1828	483,9						
					1830	497,5	5,8	2	4,6	1,26	4,40	468
			1833	23,0	1832	491,7						
28,2	20,1	16,1	1836	23,1	1837	486,1	7,3	2	5,0	1,26	3,84	591
			1840	23,2	1839	478,8						
					1841	493,9	7,7	2	5,2	1,26	3,79	623
			1844	23,3	1843	486,2						
28,1	19,9	15,9	1850	35,5	1851′	934,3	50,3	2	23,0	1,30	2,65	4070
			1855	31,8	1853′	884,0						
					1856′	810,5	33,4	2	18,0	1,29	3,10	2700
			1900	29,3	1858′	777,1						
					1901	732,8	24,6	2	13,8	1,29	3,22	1990
			1904	28,0	1903	708,2						
					1905	680,7	18,9	2	12,0	1,28	3,62	1530
			1908	27,0	1907	661,8						
					1909	667,3	15,9	2	10,9	1,28	3,90	1286
			1912	26,3	1911	651,4						
					1913	663,5	13,7	2	10,1	1,27	3,28	1108
			1916	25,8	1915	649,8						
27,5	19,1	14,9	1920	25,1	1921	669,2	11,0	2	8,6	1,27	4,42	889
			1924	24,8	1923	658,2						

benannte Gesetz auf, daß die Verdunstung nicht der Fläche, sondern dem Durchmesser proportional verlaufe. Aber nicht nur durch diese Kurven, auch rechnerisch lassen sich Widersprüche nachweisen.

Tabelle 5. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz bei Wind.

Versuch vom 21. 7. 31. b = 706 mm Hg. Schale d = 6,87 cm; F = 37,1 qcm. Mittleres Dampfdruckdefizit etwa 3,3 mm Hg; R. F. etwa 74%. Wind von etwa 1—2 m/sek durch Fächeln mit Pappdeckel erzeugt bei vorn und oben offenem Waagegehäuse. Bezeichnungen wie Tabelle 2. Abb. 1, 2, 3.

Luft			Wasser		Schale Gewicht 25 g		v	z	C	n	w	I
Temperatur	Feuchtes Therm.	Absol. Feuchtigkeit	Zeit	Temperatur	Zeit	+ mg						
13,4	11,6	9,28	0827	12,1	0828	468,0	28,0	3	1,64	1,17	0,46	1510
14,7	11,7	8,74	0832	12,4	0831	440,0						
14,0	11,6	8,97	0905	11,6	0906	292,0	34,3	4	1,54	1,17	0,47	1387
15,0	12,0	8,94	0911	12,5	0910	257,7						
15,0	12,0	8,94	1002	31,8	1003	681,5	234,5	3,5	16,1	1,23	0,66	10840
15,6	12,6	9,36	1008	20,8	1006′	447,0						
15,6	12,6	9,36	1011	19,4	1012	438,3	92,8	3,5	5,94	1,20	0,60	4290
			1016′	16,1	1015′	345,5						
15,8	13,7	10,61	1146	13,6	1147	999,8	21,8	3	1,13	1,18	0,41	1177
16,0	14,1	10,99	1151	14,4	1150	978,0						
17,8	13,9	9,86	1757	15,6	1758	200,0	45,2	3	3,30	1,20	0,58	2440
			1802	15,5	1801	154,8						
18,0	14,1	10,00	1830	27,1	1831	798,0	99,0	2	12,2	1,23	0,67	8010
			1834	21,0	1833	698,0						
18,0	14,1	10,00	1837	20,0	1838	629,5	57,0	2	6,45	1,21	0,61	4610
			1841	18,3	1840	572,5						
17,3	13,3	9,36	2043	13,9	2044	869,7	38,7	3	2,67	1,19	0,55	2090
			2048	14,4	2047	831,0						

Tabelle 6. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz und der Größe der Verdunstungsfläche (Abb. 3).

Versuch vom 25. 8. 31. b = 698 mm Hg. Schale d = 36 cm; Fläche = 10,2 qdm Lufttemperatur 16,1° ± 0,5. Mittleres Dampfdruckdefizit etwa 3,0 mm Hg; R. F. etwa 78%. t = Wassertemperatur. Übrige Bezeichnungen wie in Tabelle 2. Die Schale stand frei auf einer empfindlichen Gebrauchswaage (mit langem Zeiger zur Erhöhung der Ablesegenauigkeit) in zugfreiem Kellerraum. Die Versuchsdauer betrug bei großen C 5 Min., bei mittleren C 15—60 Min., bei kleinen C 2—9 Stunden.

t	C	n	w	I	t	C	n	w	I
38,2	39,5	1,29	3,04	6100	18,3	4,83	1,21	7,43	283
35,2	32,1	1,28	4,10	3650	17,1	3,82	1,21	9,83	169
33,4	25,9	1,27	4,66	2580	16,1	3,16	1,21	10,48	131
30,0	20,7	1,26	4,53	2090	15,6	2,63	1,20	9,83	115
27,6	16,6	1,25	5,22	1540	15,2	2,28	1,20	13,68	72
25,7	13,6	1,25	4,72	1305	14,9	1,82	1,20	11,37	69
23,8	10,9	1,24	5,28	990	14,8	1,98	1,20	12,60	68
21,6	8,19	1,23	5,78	627	14,8	2,00	1,20	13,15	66
19,8	6,26	1,22	6,15	447	14,8	2,02	1,20	11,98	73

Tabelle 7. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz und der Fläche (Abb. 3).

Versuch vom 19. 8. 31. b = 702 mm Hg. Schälchen d = 2,1 cm; Fläche = 3,47 qcm. Lufttemperatur 22,3° ± 0,7. Mittleres Dampfdruckdefizit etwa 5,1 mm Hg. R. F. etwa 75% (sonst wie in Tabelle 2). t = Wassertemperatur.

t	C	n	w	I	t	C	n	w	I
18,9	1,08	1,24	1,29	375	26,0	10,38	1,26	1,95	2420
20,1	2,31	1,24	2,24	462	23,2	6,40	1,25	1,92	1500
20,6	2,94	1,24	2,28	576	22,5	5,52	1,25	2,12	1165
20,8	3,33	1,24	2,00	741	22,0	4,92	1,25	2,33	952
38,0	36,30	1,30	1,49	11 440	21,6	4,45	1,25	2,20	908
31,2	19,70	1,28	1,50	6 050	21,3	4,16	1,24	2,44	763
28,1	13,67	1,27	1,81	3 460	20,9	3,84	1,24	2,25	763

Tabelle 8. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz und der Größe der Verdunstungsfläche (Abb. 3).

Versuch vom 20. 8. 31. b = 700 mm Hg. Stanniolüberzogene Schale (d = 6,87 cm) mit 8 Poren vom Durchmesser d = 4 mm; f = 12,6 qmm; Totalfläche F = 100,8 qmm = 1,008 qcm. Lufttemperatur 20,3° ± 0,3. Mittleres Dampfdruckdefizit etwa 5,1 mm Hg. R. F. etwa 71%.

4-mm-Poren regelmäßig angeordnet, etwa 0,6 cm vom Rand und 2,2 cm von einander entfernt. Thermometer, senkrecht stehend, im Zentrum eingedichtet. Gegenseitige Störung der Poren wohl praktisch 0. t = Wassertemperatur. Übrige Bezeichnungen wie in Tabelle 2. WV = Windversuch (Pappdeckel).

t	C	n	w	I		t	C	n	w	I	
20,7	5,94	1,24	0,603	4400		35,9	31,3	1,30	0,547	26 800	
20,1	5,18	1,24	0,672	3440		34,7	27,5	1,29	0,477	26 800	
17,3	2,25	1,22	0,635	1560		33,5	25,7	1,29	0,548	21 700	
17,8	2,52	1,23	0,676	1650		30,9	20,4	1,27	0,227	41 000	WV
18,3	2,76	1,23	0,565	2160		28,5	15,83	1,27	0,579	12 500	
18,8	3,26	1,23	0,628	2300		26,7	12,90	1,26	0,226	20 000	WV
19,3	3,80	1,23	0,660	2550		25,2	10,60	1,25	0,668	7 130	
19,4	4,06	1,23	0,252	7140	WV	24,7	9,96	1,25	0,538	8 330	
16,5	1,09	1,22	0,372	1290		23,5	8,40	1,25	0,261	14 500	WV
17,0	1,46	1,22	0,500	1290		22,4	7,00	1,25	0,630	5 000	
17,4	1,75	1,23	0,488	1590		21,5	6,00	1,24	0,631	4 240	
17,7	1,96	1,23	0,547	1590		18,4	2,45	1,23	0,156	6 950	VW

Auf Grund der Beziehung auf S. 54 für den spezifischen Diffusionswiderstand $\omega = 1/D$ läßt sich der Widerstand eines Luftwürfels von 1 cm Kantenlänge für den Transport von 1 g Wasserdampf in 1 Sek. von einer Seite zur gegenüberliegenden bei einem Konzentrationsgefälle von 1 g/ccm · cm berechnen zu etwa 4 CGS-Einheiten (D etwa 0,25). Eine einfache Überlegung zeigt, daß dieser Widerstand vom Wasserdampftransport unabhängig und eine Konstante der Luft ist. Der Diffusionswiderstand jedes beliebigen Luftvolumens kann nun berechnet werden, wenn man bedenkt, daß der Widerstand mit der Vergrößerung der Querschnittsfläche f abnimmt, mit der Vergrößerung der Weglänge oder Höhe h aber steigt (vgl. S. 54, Totalwiderstand W):

Tabelle 9. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz und der Größe der Verdunstungsfläche (Abb. 3).

Versuch vom 21. 8. 31. b = 703 mm Hg. Stanniolüberzogene Schale (d = 6,87 cm) mit 16 Poren vom d = 1,2 mm; f = 1,13 qmm; Totalfläche F = 18,1 qmm = 0,181 qcm. Lufttemperatur 18,5° ± 1,1. Mittleres Dampfdruckdefizit etwa 5,5 mm Hg. R. F. etwa 65%. t = Wassertemperatur. WV = Windversuch (Pappdeckel). Übrige Bezeichnungen wie in Tabelle 2.

Die Poren waren regelmäßig und in zwei Kreisen alternierend angeordnet. Der äußere Kreis war etwa 0,6 cm, der innere 1,2 cm vom Rand entfernt, während die Poren etwa 1,2 cm Abstand unter sich hatten. Die gegenseitige Störung war hier noch gering, aber bei den Windversuchen wohl schon merklich. Das Thermometer war im Zentrum eingedichtet.

t	C	n	w	I		t	C	n	w	I	
16,4	4,74	1,21	0,149	11 400		31,0	23,60	1,26	0,173	61 800	
16,8	4,88	1,21	0,092	23 200	WV	29,6	20,75	1,26	0,161	57 400	
14,0	2,32	1,20	0,128	7 830		28,4	18,73	1,25	0,206	40 900	
14,6	2,69	1,20	0,140	8 300		27,6	17,30	1,24	0,194	39 800	
15,2	3,04	1,20	0,147	8 950		25,8	14,50	1,24	0,163	39 800	WV
14,4	2,38	1,20	0,138	7 470		23,4	11,10	1,23	0,180	27 400	
15,2	3,02	1,20	0,161	8 120		22,2	9,60	1,23	0,220	19 300	
15,8	3,56	1,20	0,165	9 320		20,9	8,10	1,22	0,150	23 900	WV
16,1	3,70	1,21	0,163	9 860		19,8	6,91	1,22	0,211	14 400	
						19,5	6,17	1,22	0,224	12 100	

Tabelle 10. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Konzentrationsdifferenz und der Größe der Verdunstungsfläche (Abb. 3).

Versuch vom 23. 8. 31. b = 697 mm Hg. Stanniolüberzogene Schale (d = 6,87 cm) mit 273 Poren vom d = 125 μ; f = 0,0122 qmm; Totalfläche F = 3,33 qmm = 0,0333 qcm. Lufttemperatur 16,2° ± 1,2. Mittleres Dampfdruckdefizit etwa 3,7 mm Hg. R. F. etwa 73%. t = Wassertemperatur. WV = Windversuch. Übrige Bezeichnungen wie in Tabelle 2.

Die Poren waren in fünf Kreisen mit 3,5 mm Abstand unter sich (der äußerste Kreis 6 mm vom Rand) so angeordnet, daß der Porenabstand etwa 2,5 mm (also das 20fache des Porendurchmessers) betrug. Das Thermometer war im Zentrum eingedichtet. Die verdunsteten Wassermengen betrugen zwischen 3 und 10 mg. Die Poren wurden in das etwa 0,14 mm dicke Stanniol auf harter Unterlage mit einer Nadel und möglichst gleichmäßigem Druck gestochen und nachher mikroskopisch ausgemessen. Der angegebene Durchmesser ist ein Mittel aus 40 Messungen bei Maximalabweichungen von etwa 20%. Die Poren erwiesen sich bei mikroskopischer Kontrolle als bis zur obersten, engsten Stelle (Nadel!) mit Wasser gefüllt.

t	C	n	w	I		t	C	n	w	I	
38,4	41,3	1,29	0,0318	603 000		16,4	4,22	1,21	0,0408	45 000	
36,7	36,7	1,28	0,0330	513 000		16,1	3,73	1,21	0,0401	40 500	
35,0	32,6	1,28	0,0338	444 000		15,9	3,44	1,21	0,0312	48 000	WV
30,4	23,0	1,26	0,0457	228 000	WV	15,8	3,34	1,21	0,0383	38 000	
26,4	16,1	1,24	0,0292	246 000		15,2	2,58	1,20	0,0351	31 800	
25,5	14,6	1,24	0,0362	180 000		15,5	2,89	1,20	0,0388	32 100	
23,3	11,7	1,24	0,0382	137 000		15,7	3,06	1,20	0,0378	34 900	
21,9	9,92	1,23	0,0407	108 000		16,1	3,52	1,21	0,0375	40 800	
19,9	7,09	1,22	0,0494	63 000	WV	14,9	2,06	1,20	0,0311	28 600	
17,1	4,76	1,21	0,0394	52 600		16,2	3,24	1,21	0,0214	66 000	WV

$$W = \frac{h}{Df} = \frac{4h}{f}.$$

Berechnet man die Flächen dünner ellipsoidischer Dampfdruckschalen, wie sie die Stefansche Theorie verlangt, so lassen sich die Widerstände der einzelnen Schalen berechnen und addieren. Man erhält auf diese Weise für den Schalendurchmesser d = 6,87 cm einen Dampfhaubenwiderstand von etwa 9 CGS-Einheiten, also doppelt so viel als der empirisch ermittelte Wert beträgt. Bei größeren Durchmessern wird die Diskrepanz größer, bei kleineren nimmt sie ab, eine Tatsache, die ja seit längerer Zeit bekannt ist und so manchen Untersucher auf den Gedanken gebracht hat, das Stefansche Gesetz stimme im Bereich kleiner Porenradien. Daß aber eine einfache Berechnung den Diffusionswiderstand bei kleinen Porenradien (ungefähr unter 1 mm) wesentlich kleiner ergibt, als meinen empirischen Befunden entspricht, spricht gegen die Richtigkeit dieses Gedankens; aber dafür spricht diese Tatsache, daß bei Porenplatten die große „Störung" auftritt, auf die Huber (1930) nachdrücklich aufmerksam gemacht hat. Schon Pallich (1897) stellte in sorgfältig ausgeführten Versuchen fest, daß das Stefansche Gesetz nicht stimmt; er ging dem Grund hierfür nicht nach, sondern hielt nur die Tatsache fest, daß die Exzentrizität der Rotationsellipsoide einen viel höheren Wert, die Dampfhaube also flachere Form haben müsse, als der Theorie entspricht. Diese Feststellungen alle zwingen mich zu dem Schluß: *Die Verdunstung aus einer freien Verdunstungsfläche in ruhiger Luft ist nie ein reiner Diffusionsvorgang.*

Ähnliche Gedanken sind in neuester Zeit mehrfach ausgesprochen worden (besonders von Seybold in seinen neuesten Arbeiten). Die Ursachen für die festgestellten Abweichungen sehen die einen in zufälligen und darum unkontrollierbaren Windströmungen. Diese Möglichkeit kommt erst in zweiter Linie in Frage, da meine Kurven zu charakteristische Form haben. Andere glauben die Ursache in der Turbulenz der Luft erkannt zu haben, die den normalen Austausch in der Luft im Sinne W. Schmidts (1925) bedingt. Geht man die Grundlagen der Austauschtheorie, z. B. bei Schmidt, durch, so erkennt man, daß die Austauschtheorie niemals direkt auf die Mikrovorgänge der Verdunstung kleiner Verdunstungsflächen übertragen werden darf; die uns interessierenden Flächengrößen sind zu klein, und die Verdunstung erfolgt nicht nur in senkrechter Richtung über der Fläche. Darum geht es auch nicht an, ein beliebiges Diffusionsgesetz durch eine „Austauschzahl" den Resultaten anzupassen.

Die Ursache für den merkwürdigen Kurvenverlauf muß daher anderswo liegen. Recht untersuchungswürdig und aufschlußreich schienen mir von vornherein zwei Punkte: die *Lage des Widerstandsmaximums* und der weitere Verlauf des *linken Kurvenastes*. Die diesbezüglichen *Ergänzungsversuche* wurden im Januar 1932 ausgeführt, wo der Winter

die Anwendung tieferer Flüssigkeitstemperaturen gestattete. Die Anwendung von Schwefelsäure-Wasser-Gemischen machte den Ersatz der 6,87-cm-Schale aus Aluminium durch eine Glasschale notwendig, die einen Durchmesser von 6,95 cm hatte und einen etwas höheren Rand aufwies. Zwei Fehlerquellen konnten bei diesen Versuchen nahe $C = 0$ störend werden: die Psychrometermessung und die Herstellung einer Lösung bestimmter relativer Dampfspannung. Stimmt nämlich die Nullverdunstung nicht genau mit der Nullkonzentrationsdifferenz überein, so zeigt die Widerstandskurve aus rein algebraischen Gründen ein Absinken zum Nullwert und hart daneben ein Ansteigen zum Wert Unendlich. Um beide Fehlerquellen in erster Annäherung auszuschalten, wurde die bei Verdunstungslosigkeit herrschende Dampfspannung der Flüssigkeit dem gleichzeitig gemessenen Luftdampfdruck gleichgesetzt und die in diesem Moment festgestellte Flüssigkeitstemperatur zur Ermittlung des Sättigungsdruckes verwendet; die sich hieraus ergebende relative Dampfspannung wurde bei allen übrigen Versuchen einer Reihe zugrunde gelegt. Es sei nebenbei noch angeführt, daß die Flüssigkeitstemperatur nicht unter den Taupunkt der Luft sinken darf, da sonst auch das feste Gefäß Wasserdampf absorbiert; deshalb müssen bei größeren negativen Dampfdrucken Lösungen verwendet werden.

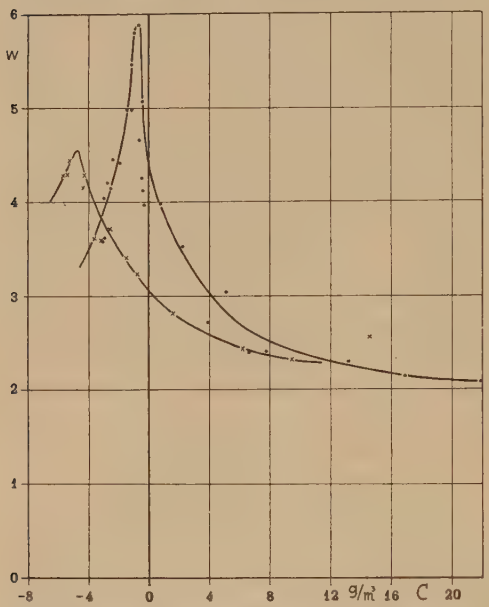

Abb. 4. Verlauf der Widerstandskurven im negativen C-Gebiet (Absorptionsgebiet). Tabellen 11 und 12.

Folgende zwei Versuche dienten der Aufklärung des Kurvenverlaufes in der besagten Richtung: Tabelle 11 und 12.

Sehr aufschlußreich für die vorzunehmende Analyse ist die Verdunstung bei verschiedener *Stellung der Verdunstungsfläche*. Deshalb sollen die diesbezüglichen Versuche vor der Besprechung der vorhergegangenen mitgeteilt werden. Die Versuchsmethodik mußte etwas abgeändert werden. Alle Verdunstungskörper wurden sofort nach der Wägung aus der Waage herausgenommen und an einer Schnur mitten in einem zugfreien Zimmer (das nur für die Wägungen betreten wurde) etwa 2 m über dem Boden aufgehängt. Als normalliegende Verdunstungsfläche wurde der Wasserspiegel einer 1,8 cm hohen Blechschachtel vom

Tabelle 11.

Versuche vom 20. und 19. 1. 32. Luftdruck b = 713,5 mm Hg. Glasschale d = 6,95 cm; F = 37,9 qcm. $H_2SO_4 + H_2O$, relative Dampfspannung etwa 35,5%. R. F. etwa 37%. Feuchtes Therm. = feuchtes Thermometer. p_1 = absolute Feuchtigkeit der Luft in g/cbm. p_2 = Dampfspannung bzw. Konzentration über der Lösung. v = Verdunstungsmenge in Milligramm. z = Zeitdauer des Versuches in Minuten. C = Konzentrationsdifferenz. n = Korrektionskoeffizient für Temperatur (Mittel aus Wasser- und Lufttemperatur) und Luftdruck. w = Flächenwiderstand. Weggelassen sind in dieser Tabelle nur die Zeit jeder Wägung (die ja durch die Zeit der Temperaturmessung und z genügend genau feststeht) und das jeweils abgelesene Gewicht (Abb. 4).

Luft				Lösung							
Zeit	Temperatur	Feuchtes Therm.	p_1	Zeit	Temperatur	p_2	v	z	C	n	w
1113	18,1	10,4	5,50	1116	53,7	39,8	90,2	2	29,7	1,32	1,98
				1119	48,6	31,0	63,5	2	22,1	1,30	2,07
				1123	44,3	24,9	44,8	2	16,8	1,28	2,15
				1127	40,7	20,6	33,5	2	13,2	1,28	2,30
1135	18,6	11,1	6,05	1131	37,9	17,7					
				1136	35,1	15,2	18,6	2	7,78	1,26	2,41
				1140	33,0	13,5	31,2	4	6,59	1,25	2,41
				1146	30,7	11,9	19,0	4	5,11	1,24	3,04
				1152	28,8	10,6	16,5	4	3,97	1,24	2,73
1202	19,1	11,4	6,11	1158	27,2	9,64					
				1203	26,2	9,08	33,2	19	2,22	1,22	3,54
1227	19,0	11,3	6,07	1224	23,0	7,50					
				1228	22,6	7,31	15,3	29	0,76	1,21	3,97
1303	19,3	11,6	6,27	1259	20,6	6,46					
				1304	20,5	6,41	— 0,6	7	—	—	—
				1313	20,1	6,30	— 1,9	7	— 0,4	1,21	4,11
1326	19,6	12,1	6,72	1323	20,0	6,24					
1345	19,8	12,3	6,86	1346	19,7	6,13	— 5,2	16	— 0,70	1,20	5,90
1406	19,6	12,1	6,78	1404	19,6	6,11					
1122	16,5	9,5	5,31	1126	5,5	2,34	— 4,2	2	— 2,90	1,15	3,62
				1130	6,4	2,47	— 6,6	3	— 2,99	1,15	3,57
				1135	7,5	2,66	— 5,8	3	— 2,96	1,16	4,05
1142	17,5	10,4	5,80	1140	8,3	2,83					
				1143	9,0	2,96	— 8,6	5	— 2,73	1,16	4,20
				1150	10,0	3,16	— 8,1	5	— 2,52	1,17	4,15
				1157	10,9	3,37	— 6,9	5	— 2,30	1,17	4,45
1208	18,5	10,8	5,76	1204	11,8	3,56					
				1209	12,4	3,71	— 21,0	18	— 1,92	1,18	4,42
1231	19,3	11,3	5,92	1228	14,1	4,13					
				1232	14,5	4,24	— 21,2	27	— 1,44	1,19	4,98
1306	18,2	10,7	5,80	1301	15,8	4,61					
				1306	16,1	4,70	— 6,0	10	— 1,10	1,19	4,98
				1318	16,5	4,82	— 5,5	10	— 1,10	1,20	5,47
1334	19,3	11,4	6,04	1330	16,9	4,94					
				1335	17,1	5,01	— 7,8	18	— 0,92	1,20	5,81
1402	19,7	11,5	5,93	1358	17,5	5,13					
				1404	17,7	5,19	— 8,9	23	— 0,66	1,20	4,66
1433	18,9	11,1	5,90	1430	18,1	5,33					
				1434	18,2	5,36	— 5,5	19	— 0,45	1,20	4,25
1459	18,3	10,6	5,72	1455	18,2	5,36					
				1500	18,2	5,36	— 6,3	28	— 0,33	1,19	3,97
1534	17,8	10,3	5,54	1530	17,9	5,25					
				1539	17,8	5,23	— 8,5	34	— 0,47	1,19	5,09
1620	17,4	10,3	5,74	1616	17,5	5,12					

Durchmesser 7,52 cm benutzt; für die inverse und senkrechte Stellung verwendete ich eine Blechschachtel derselben Dimensionen, die ein Loch aufwies (Wasserfüllung und Temperaturmessung), das mit Stanniol und Vaseline geschlossen werden konnte, und die auf der einen Seite mit nassem Fließpapier als Verdunstungsfläche belegt wurde. In Abb. 5 ist noch eine Kurve (*a*) eingetragen für die allseitig mit Fließpapier bedeckte Oberfläche derselben Schachtel (Stellung horizontal; Lufttemperatur 17,9°; R. F. 41 %).

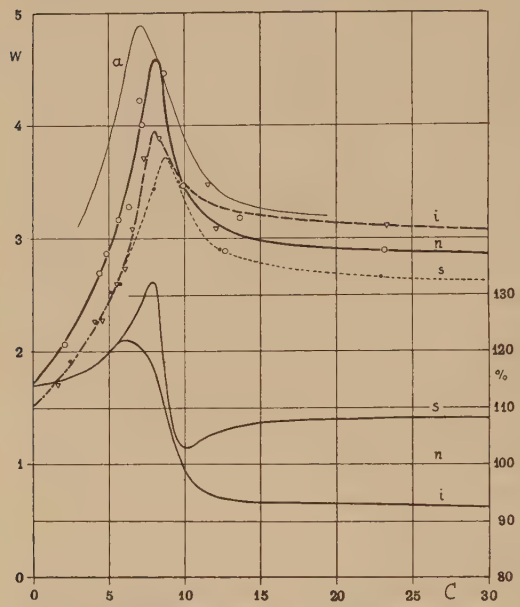

Abb. 5. Abhängigkeit des Verdunstungswiderstandes von der Stellung der Verdunstungsfläche für verschiedene Konzentrationsdifferenzen C (Tabellen 13 und 14). *i* invers; *n* normal liegend; *s* senkrecht; *a* w-Kurve für eine gleiche, aber auf allen Seiten verdunstende Schachtel. Oben: Widerstandskurven w; Maßstab links. Unten: Die Verdunstung der senkrechten und inversen Fläche relativ zu derjenigen der normal liegenden (diese 100 %). Maßstab rechts.

Versuchsergebnisse. 1. Abb. 4 zeigt deutlich, daß die aufgenommenen Kurven *im Punkt C = 0 weder eine Diskontinuität noch ein Absinken nach w = 0* aufweisen.

2. Die *Maxima* des Widerstandes rücken bei relativen Dampfspannungen, die kleiner sind als der relative Dampfdruck der Luft, ohne weiteres *ins negative C-Gebiet, das Absorptionsgebiet*, hinüber (Abb. 4).

3. Dabei ist festzustellen, daß die *Widerstandsmaxima in der Nähe von C = 0 absolut größer* sind als in größerer Entfernung davon (Abb. 4 und 2).

4. Abb. 5 zeigt, daß die *Lage des Widerstandsmaximums von der Stellung* der Verdunstungsfläche so gut wie *unabhängig* ist.

5. Abb. 5 veranschaulicht zudem ausführlicher, als bisher je geschehen ist, die Abhängigkeit der Verdunstung bzw. des Verdunstungswiderstandes von der Stellung. Das schon ziemlich allgemein angenommene Versuchsergebnis, wonach die Verdunstung einer inversen Fläche diejenige einer normalliegenden übertreffe, kann nicht für das ganze C-Gebiet bestätigt werden; bereits eine kleine Temperatur- und Dampfdrucksteigerung (wie sie bei Pflanzenblättern ja häufig auftritt) führt zu einer *Umkehrung der Verhältnisse*. (Diese Tatsache kommt den hypostomatischen Blättern zugute, braucht aber nicht teleologisch ausgewertet zu werden.)

Tabelle 12.

Versuch vom 13. 4. 32. Luftdruck b = 711,4 mm Hg. Glasschale (F = 37,9, qcm) mit $H_2SO_4 + H_2O$, relative Dampfspannung 25,4%. R. F. etwa 61% (Abb. 4). Bezeichnungen wie in Tabelle 11.

Luft				Lösung			v	z	C	n	w
Zeit	Temperatur	Feuchtes Therm.	p_1	Zeit	Temperatur	p_2					
1400	17,4	12,6	8,44	1406	52,4	26,4	25,7	1,5	14,7	1,32	2,57
				1411	46,7	19,9	24,0	2	9,5	1,30	2,33
				1415	42,7	16,2	22,1	3	6,2	1,28	2,44
				1420	38,8	13,2					
1423	17,2	12,6	8,55	1425	35,5	11,0	5,8	3,5	1,63	1,26	2,81
				1431	32,6	9,37	0,5	3	0,26	—	—
				1436	30,4	8,25	— 1,6	2,5	—0,74	1,24	3,25
				1442	28,6	7,39	— 3,6	3	—1,46	1,23	3,40
				1446	27,2	6,82					
1451	16,7	12,4	8,56	1452	26,0	6,35	—10,3	5,5	—2,51	1,22	3,71
				1500	24,4	5,76	—18,7	8	—3,03	1,22	3,59
				1510	22,9	5,27	—32,2	12	—3,53	1,21	3,61
1530	16,5	12,3	8,54	1525	21,2	4,76					
1653	16,0	11,9	8,31	1655	11,3	2,54	—24,5	7	—5,67	1,17	4,30
				1705	12,4	2,73	—26,7	8	—5,42	1,17	4,31
				1715	13,3	2,89	—25,1	8	—5,25	1,17	4,44
				1725	13,9	3,01					
1732	15,6	11,6	8,16	1738	18,2	3,95	—16,1	6	—4,27	1,19	4,30
				1746	17,9	3,87					
				1750	17,9	3,87	—14,2	5	—4,37	1,19	4,15
1800	15,5	11,6	8,21	1758	17,6	3,81					

Tabelle 13. Widerstände einer senkrecht gestellten Verdunstungsfläche.

Versuch vom 5. 2. 32. Luftdruck b = 708,5 mm Hg. F = 43 qcm. R. F. etwa 37% (Abb. 5, *s*). Bezeichnungen wie in Tabelle 11.

Luft				Wasser			v	z	C	n	w
Zeit	Temperatur	Feuchtes Therm.	p_1	Zeit	Temperatur	p_2					
1010	16,2	8,6	4,57	1011	11,0	9,79	128,5	20,5	5,26	1,17	2,54
				1035	11,8	10,32					
1038	17,1	9,5	5,01	1143	16,0	13,50	164,5	23,0	8,00	1,19	3,44
				1109	15,2	12,90					
1112	17,7	10,1	5,37	1115	21,9	19,54	253,2	19,0	12,41	1,21	2,91
				1138	19,1	16,45					
1142	18,2	10,4	5,45	1143	18,6	15,90	153,8	18,0	9,7	1,20	3,51
				1205	17,3	14,70					
1208	18,3	10,5	5,54	1214	5,1	6,60	118,5	31,5	2,4	1,17	1,93
				1249	11,2	9,92					
1252	18,5	11,1	6,10	1255	13,3	11,39	175,3	26,0	5,73	1,19	2,60
				1325	14,5	12,30					
1331	19,0	11,3	6,07	1337	41,8	60,9	488,0	9,0	41,6	1,28	2,53
				1349	33,1	37,9	500,3	18,0	23,0	1,25	2,66
1415	19,0	11,3	6,07	1410	24,8	23,3					

Tabelle 14. Widerstände einer normalliegenden (n) und einer inversen (i) Verdunstungsfläche.

Versuch vom 4. 2. 32. b = 713 mm Hg. Normalliegend: offene Blechschachtel F = 44,5 qcm. Invers: verlötete und wassergefüllte Blechschachtel mit nassem Fließpapier auf der Unterseite, F = 43 qcm. R. F. etwa 40%. St = Stellung. Bezeichnungen wie in Tabelle 11 (Abb. 5, *n*, *i*).

Luft				Wasser								
Zeit	Temperatur	Feuchtes Therm.	p_1	Zeit	Temperatur	p_2	v	z	C	n	w	St
1040	15,2	9,3	5,75	1044	10,7	9,57	202,4	34,0	4,52	1,16	2,27	i
				1124	11,7	10,29						
				1050	10,5	9,44	134,8	26,5	4,44	1,16	2,70	n
				1120	11,7	10,26						
1128	17,2	9,6	5,07	1129	12,1	10,50	211,3	32,5	5,55	1,18	2,60	i
				1205	12,7	10,98						
				1132	12,2	10,60	147,2	26,0	5,69	1,18	3,16	n
				1201	13,0	11,16						
1208	17,8	10,2	5,31	1209	13,0	11,12	457,9	67,5	6,10	1,18	2,74	i
				1320	14,0	11,91						
				1212	13,3	11,39	364,9	60,0	6,33	1,18	3,28	n
				1317	14,3	12,10						
1324	18,3	10,5	5,52	1343	4,1	6,14	72,0	26,0	1,60	1,15	1,71	i
				1412	9,0	8,57						
				1336	3,3	5,81	107,7	36,0	2,02	1,15	2,07	n
				1415	10,9	9,73						
1418	18,5	11,0	5,97	1423	10,2	9,29	156,0	29,0	4,04	1,17	2,27	i
				1454	12,3	10,67						
				1420	11,4	10,02	189,9	36,0	4,84	1,17	2,87	n
				1458	13,5	11,54						
1501	18,5	11,0	5,91	1511	47,1	80,0	902,0	16,5	45,4	1,27	2,82	n
				1530	28,9	29,6						
1534	18,3	11,0	6,02	1535	26,3	25,44	430,9	31,0	13,7	1,21	3,18	n
				1608	18,8	16,15						
1611	17,8	10,5	5,76	1619	22,2	19,90	276,9	27,0	11,55	1,20	3,48	i
				1649	18,3	15,65						
				1613	18,3	15,65	228,6	37,0	8,69	1,19	4,47	n
				1653	15,8	13,37						
1657	17,2	10,3	5,88	1701	17,3	14,70	188,3	29,0	8,31	1,18	3,89	i
				1732	15,8	13,33						
				1658	15,7	13,24	184,7	35,0	7,06	1,18	4,22	n
				1735	14,5	12,30						
1745	16,3	9,6	5,53	1755	15,5	13,08	155,0	26,0	7,29	1,18	3,72	i
				1825	14,7	12,46						
				1749	20,9	18,39	335,3	37,0	9,92	1,19	3,47	n
				1829	15,9	13,50						
1831	16,8	9,8	5,44	1836	14,5	12,26	233,3	36,0	6,56	1,18	3,08	i
				1915	14,1	12,03						
				1832	15,8	13,37	247,2	43,5	7,27	1,18	4,02	n
				1719	14,5	12,26						
1923	17,4	10,3	5,74	1939	33,2	38,1	520,0	22,0	23,3	1,23	3,12	i
				2008	24,5	22,9						
				1939	37,3	47,9	816,0	31,0	23,2	1,23	2,89	n
				2012	21,3	18,8						
2015	17,7	10,5	5,82	2025	23,3	21,27	323,0	26,5	12,08	1,20	3,08	i
				2058	18,8	16,15						
				2019	27,8	27,78	554,2	39,0	12,7	1,21	2,89	n
2105	17,5	10,3	5,69	2101	18,1	15,42						

b) Folgerungen aus den Versuchsergebnissen.

Diese Versuche zeigen zusammen mit den vorhergehenden, welche allgemeine Gültigkeit dem gefundenen Kurvenverlauf zukommt. Die hervorstechendste Eigenschaft dieser Kurven und zugleich den Schlüssel zum Verständnis ihres Zustandekommens bildet das *charakteristische* und *gesetzmäßig wandernde Maximum*. Über seine Eigenschaften und Beziehungen zu den Temperatur- und Dampfdruckgrößen des Versuches unterrichtet am übersichtlichsten Abb. 6.

Diese Darstellung enthält als Grundlage die Kurvenschar, die man für die Temperaturdampfdruckabhängigkeit bei verschiedenen relativen Dampfspannungen erhält. Sie ist auf folgende Weise gewonnen worden: Zu einer genügenden Zahl von Temperaturen (Abszisse) sind die Wasserdampfsättigungsdrucke als Ordinaten aufgetragen worden. Die Verbindungslinie der Endpunkte lieferte die oberste Kurve der Kurvenschar, die Kurve der Sättigungsdrucke. Sämtliche Ordinaten wurden dann in 10 Teile geteilt entsprechend einer Einteilung der relativen Dampfspannung von 10 zu 10%. Die Verbindungslinien der Teilpunkte gleicher Ordnungszahl lieferten so die neun übrigen Kurven der relativen Dampfspannungen von 90%, 80%, 70% usw., die auf der rechten Seite der Abb. 6 angeschrieben sind.

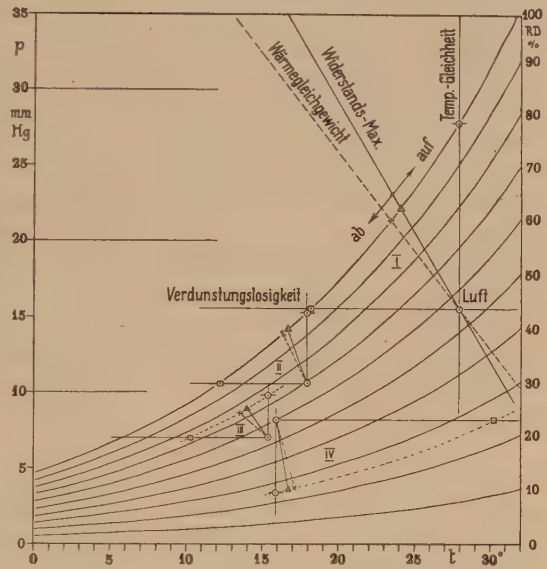

Abb. 6. Zur Veranschaulichung der gegenseitigen Beziehungen zwischen Temperatur t, Dampfspannung p und relativer Dampfspannung RD, zwischen den entsprechenden Größen der Luft und der verdunstenden Flüssigkeit und zwischen diesen Größen und der Lage des Widerstandsmaximums. Eingetragen sind 4 spezielle Versuche: I aus Tabelle 4, Abb. 2; II aus Tabelle 3, Abb. 2; III nicht ausführlich wiedergegeben, einige Daten in Tabelle 15, fünftletzte Zeile; IV aus Tabelle 12, Abb. 4, links. Weitere Erklärungen im Text.

Für bestimmte Lufttemperatur und -feuchtigkeit ergibt sich ein bestimmter (durch Kreis bezeichneter) Punkt. Die x-Axenparallele durch diesen Punkt bestimmt für jede relative Dampfspannung die Temperatur bei Dampfdruckgleichheit mit Luft, d. h. bei Verdunstungslosigkeit. Der Schnittpunkt dieser Geraden mit der Kurve der im dargestellten Versuch verwendeten relativen Dampfspannung ist jeweils durch Quadrat bezeichnet. Ähnlich gibt die y-Axenparallele die Dampfspannungen für

mit Luft gleich warme Flüssigkeiten (im betrachteten Versuch: Kreis mit Flügeln). Auf der der verwendeten Flüssigkeit zukommenden Dampfspannungskurve liegt natürlich auch der Gleichgewichtspunkt des Wärmeaustausches (Kreuz), der den Versuchsdaten durch Extrapolationen entnommen ist. Die Lage der Widerstandsmaxima wurde den Widerstandskurven entnommen (Dreieck). Inkonstanz der Versuchsbedingungen, Unsicherheiten bei der Zeichnung der Widerstandskurven und unbekannte Störungen lassen die Lage der einzelnen Punkte gelegentlich etwas abweichend erscheinen. Die Mehrzahl folgt aber den in Abb. 6 wiedergegebenen Versuchen.

Aus Abb. 6 folgt mit aller Schärfe, daß der *Maximumpunkt des Widerstandes zwischen* dem Punkt der *Verdunstungslosigkeit* und demjenigen der *Temperaturgleichheit mit Luft* und im allgemeinen nahe beim *Wärmegleichgewichtspunkt* liegt. Mit wenigen Ausnahmen steht er überdies zwischen dem Wärmegleichgewichts- und dem Temperaturgleichheitspunkt.

Auf diesen Sachverhalt gründen wir folgende Überlegungen: Fiele der Maximumpunkt des Widerstandes mit dem Temperaturgleichheitspunkt zusammen, so wäre es logisch, den Verlauf der beiden Kurvenäste als Funktion der *Temperaturdifferenz* der Flüssigkeit gegen Luft aufzufassen. Da das nicht genau zutrifft, muß noch mindestens ein weitererer Faktor im Spiele sein; und das ist, wie Abb. 6 wahrscheinlich macht, die *Dampfspannungsdifferenz* der Flüssigkeit gegen Luft; denn je größer diese Differenz, desto größer die Abweichung. Wenn man bedenkt, daß eine flüssigkeitsnahe Luftschicht Flüssigkeitstemperatur und -dampfdruck annimmt, und berücksichtigt, daß dadurch ihr *spezifisches Gewicht* verändert wird, muß man aus rein logischen Gründen *aufsteigende und absteigende Konvektionen* fordern. Die Physik (s. z. B. Kohlrausch 1923, S. 76) gibt uns die Mittel in die Hand, die Dichte d der Luft aus Temperatur und Wasserdampfdruck zu berechnen:

$$d = \frac{0{,}0012932}{1 + \alpha t} \cdot \frac{b - {}^3/_8\, p}{760} = 0{,}0004645\, \frac{b - {}^3/_8\, p}{273 + t}$$

b = Barometerstand. p = Dampfdruck (beide in mm Hg). t = Temperatur. $\alpha = 1/273$. Ob wir dabei für die bewegte Luftschicht Flüssigkeitstemperatur und -dampfdruck einzusetzen haben oder aber ein Mittel oder noch anderes, wird ein grundlegender Punkt der quantitativen Behandlung des Problems sein; die qualitative Untersuchung kann ruhig mit den vollen Werten rechnen, da der betreffende Einfluß auf die Lage des Maximumpunktes keinen allzu großen Betrag ausmacht.

Rechnet man für verschiedene Punkte der ausgeführten Versuchsreihen nach obiger Formel die Dichtedifferenzen gegenüber Luft aus und trägt sie in Abhängigkeit von C graphisch auf, so erhält man Kurven, die bei einem bestimmten C die Abszissenachse schneiden *(keine Dichtedifferenz)*, d. h. *Konvektionslosigkeit* anzeigen. Dieser Schnittpunkt stimmt

bei allen (etwa 20) mir zur Verfügung stehenden Kurven recht befriedigend mit dem gefundenen *Maximumpunkt* überein. Eine gewisse Einseitigkeit in den Fehlern deutet darauf hin, daß bei der Dichtebestimmung nicht volle Flüssigkeitstemperatur- und -dampfdruckwerte einzusetzen sind. Tabelle 15 gibt alle voll ausgewerteten Versuche wieder.

Die 3. Kolonne der Tabelle 15 enthält die Abszissen der empirisch ermittelten Maximumpunkte C_{Max}, Kolonne 4 die auf Grund der Dichteberechnungen graphisch ermittelten Schnittpunktskoordinaten C_{ber} ($y = 0$). In der 5. Kolonne bedeuten + Fehler, Beträge, um welche die Berechnung zu hoch ausgefallen ist. Die zweite Hälfte der Tabelle 15 macht auf eine Näherungsbeziehung aufmerksam, die bei nicht zu extremen Verhältnissen im Temperaturintervall von etwa 12—30° recht befriedigend erfüllt zu sein scheint. Sie lautet: Man findet das dem Maximum zugeordnete C angenähert dadurch, daß man die Differenz der relativen Dampfspannung (rel. D.sp.) der Flüssigkeit (in %) und des relativen Dampfdrucks der Luft (R. F. in %) durch 8 dividiert. Die Begründung hierzu folgt aus Abb. 6 (die verschiedene Steilheit der Verbindungsgeraden Kreis-Dreieck kompensiert teilweise die Dampfdruckverschiedenheit), ebensogut wie die begrenzte Gültigkeit der Regel. Tiefere physikalische Zusammenhänge sind dahinter nicht zu suchen; sie gilt in dieser Form auch nur für voll entwickelte Dampfhauben (freie Verdunstung).

Tabelle 15.

Vergleich der empirisch (C_{Max}) und auf Grund der Dichtedifferenzen (C_{ber} = berechnet) bestimmten C-Werte der Widerstandsmaxima. Weitere Erklärungen im Text (R. F. = relative Feuchtigkeit).

Luft		C_{Max}	$C_{ber.}$	Fehler	rel. D.sp.	R. F.	Diff.	$\frac{\text{Diff.}}{8}$	Fehler	Abb.
Temperatur	p									
20,5	7,0	8,1	9,3	+ 1,2	100,0	39,0	61,0	7,6	— 0,5	8
18,0	5,9	8,0	7,8	— 0,2	100,0	40,2	59,8	7,5	— 0,5	5
19,6	6,4	7,8	9,1	+ 1,3	100,0	41,2	58,8	7,4	— 0,4	
17,8	6,3	7,1	7,9	+ 0,8	100,0	41,0	59,0	7,4	+ 0,3	
28,2	15,4	6,6	9,3	+ 2,7	100,0	55,5	44,5	5,6	— 1,0	2, 6
18,0	6,2	6,5	7,5	+ 1,0	100,0	42,5	57,5	7,2	+ 0,7	8
18,5	10,3	4,9	5,6	+ 0,7	100,0	65,0	35,0	4,4	— 0,5	3
17,8	10,6	3,7	4,0	+ 0,3	100,0	69,6	30,4	3,8	+ 0,1	2, 6
22,3	14,9	3,6	4,0	+ 0,4	100,0	75,0	25,0	3,3	— 0,3	3
16,2	10,0	3,4	3,3	— 0,1	100,0	73,0	27,0	3,4	0	3
20,3	12,6	3,1	3,8	+ 0,7	100,0	71,0	29,0	3,8	+ 0,7	3
9,4	5,2	2,3	3,2	+ 0,9	100,0	60,0	40,0	5,0	+ 2,7	
16,1	10,6	2,2	2,8	+ 0,6	100,0	78,0	22,0	2,8	+ 0,6	3
17,6	13,3	2,1	1,5	— 0,6	100,0	88,0	12,0	1,5	— 0,6	2
15,7	7,0	1,9	2,7	+ 0,8	75,6	55,8	19,8	2,5	+ 0,6	6
17,5	6,6	1,1	0,9	— 0,2	52,5	48,2	4,3	0,5	— 0,6	
18,5	5,9	— 0,7	— 0,4	+ 0,3	35,5	36,0	— 0,5	— 0,1	+ 0,6	4
11,8	7,4	— 3,7	— 3,4	+ 0,3	35,5	71,2	— 35,7	— 4,5	— 0,8	
16,5	8,2	— 4,7	— 4,7	0	25,4	61,8	— 36,4	— 4,6	+ 0,1	4, 6

Unsere Vermutung, der *Widerstandsgipfel* sei durch *Konvektionslosigkeit* bedingt, wird durch Tabelle 15 zur Gewißheit erhoben. Aber Luft- und Wasserdampfkonvektionen lassen sich sehr leicht *direkt nachweisen*. Die Grundbeobachtung zu diesem Nachweis kann man täglich über jeder „dampfenden" Flüssigkeitsoberfläche machen: ein von kleinen Wirbeln begleiteter aufsteigender Schopf kondensierten Wasserdampfes. Daß im Gebiet niedrigerer Temperaturen, wo Kondensationen fehlen, Konvektionen nicht vorhanden sein sollten, ist ganz unwahrscheinlich. Man braucht nur durch Zugabe von Rauch (z. B. Zigarrenrauch in einem Vorratsgefäß mit relativ weiter Austrittsöffnung zur Vermeidung starker Blaswirkung) zu prüfen, um die sehr interessanten Konvektionserscheinungen in allen Einzelheiten beobachten zu können. Im ganzen Gebiet der aufsteigenden Konvektion sieht man Strömungslinien, die im Zentrum des Verdunstungsgefäßes senkrecht nach oben streben und die Achse eines axialsymmetrischen Stromlinienbündels bilden, dessen einzelne Strahlen schief über den Rand des Gefäßes nach innen und oben verlaufen. Während der Rauch in den Randpartien rasch weggeführt wird, bleibt im Zentrum oft längere Zeit ein Rauchkegelchen bestehen, aus dessen Spitze ein Rauchfaden aufwärts wandert. Ganz anders die absteigenden Konvektionen: ein langsames Absinken des Rauches auf die Wasserfläche, dort ein gewisses Stagnieren in einer 1—4 mm dicken Rauchschicht, dann am Rand ein Überborden und in-die-Tiefe-Schießen, aber nicht senkrecht; man sieht ein starkes „Anziehen", ein Zusammenbiegen der Strömungslinien unter dem Boden des Gefäßes nach der Achse der Erscheinung zu; wie schnell diese gemeinsame Rauchsäule absteigt, überrascht uns (die Geschwindigkeit erreicht bis viele Zentimeter). Diese Rauchversuche sind so eindeutig und gut durchführbar, daß man damit die Lage des Maximums annähernd bestimmen kann. Man ändert die Flüssigkeitstemperatur solange, bis ein weiteres Einengen nicht mehr möglich ist; das Intervall der Unsicherheit beträgt bei wenig vorsichtig ausgeführten Versuchen 2—1°. Es läßt sich deutlich feststellen, daß bei Wasser *im Wärmegleichgewichtspunkt absteigende Konvektion herrscht*.

So instruktiv der Rauchversuch ist, läßt er doch eine wichtige Frage unbeantwortet, nämlich: Wie stark wird die theoretische Dampfhaube durch diese Konvektionen deformiert? Eine genauere Untersuchung der Dampfhaube war hier nicht geplant, um so weniger, als eine solche versuchstechnisch recht große Anforderungen stellt. Ein Mittel wandte ich aber an, das die Botaniker seit langem zur Verfügung haben, und das in wenigen Versuchen außerordentlich viel Licht auf den Verdunstungsvorgang werfen kann: die *Kobaltprobe*. Daß die Dampfhaube einer kreisrunden Verdunstungsfläche axialsymmetrisch aufgebaut sei, hat man immer angenommen (auch z. B. Pallich 1897, bei seinem Saugröhrenversuch). Die Eigenschaften der Dampfhaube sind deshalb durch Unter-

suchung in einer einzigen, durch die Symmetrieaxe verlaufenden Ebene völlig klargestellt. Was ist also natürlicher, als ein blaues Kobaltpapier in einer solchen Ebene aufzustellen und den Rötungsvorgang Schritt für Schritt zu beobachten? (Versuch: Frei aufgehängte Schale mit warmem Wasser, das sich abkühlt, später mit kaltem Wasser, das sich erwärmt. Temperaturmessung wie bei den Verdunstungsversuchen. An die Schale wird, durch ihre Drehachse gehend, ein großes Stück gut gebläuten Kobaltpapiers senkrecht angehängt, das einen für diese Schale eng passenden Ausschnitt hat.) Freilich muß man zum vollen Verständnis des Versuchs physikalisch richtige Vorstellungen vom Wesen der Kobaltprobe besitzen (vgl. S. 106). Der Luftdampfdruck soll denjenigen des Papiers nicht zu sehr übersteigen, da sonst der normale Rötungsvorgang in Luft eine längere Beobachtung verhindert, aber auch deshalb, damit nicht papiereigene Konvektionsströmungen störend eingreifen. (Im folgenden Versuch war der Dampfdruck des Papiers im Mittel nur etwa 0,8 mm Hg unter dem der Luft.) Das Wachsen der Rötungsfläche ist natürlich am Anfang infolge des starken Dampfdruckgradienten präziser zu verfolgen; später hat man aber den Vorteil, daß eine gewisse Stabilität die Willkürlichkeit der Versuchsdauer zum Teil ausschaltet. In Abb. 7 sind die Rötungsbilder (der etwas verschwommene Rand läßt sich nach einiger Übung unschwer zeichnen) eines derartigen Versuchs mit den zugehörigen Wassertemperaturen t, Konzentrationsdifferenzen C und den Dichtedifferenzen $\triangle$ der Umgebungsluft und der über das Wasser streichenden Luft (für „Auftrieb" positiv, für „Abtrieb" negativ) wiedergegeben. Die ersten sieben Abbildungen entstammen derselben Abkühlungsreihe (Dauer der Einzelversuche 10—15 Min.). Die sechste Abbildung (wahrscheinliches Widerstands-

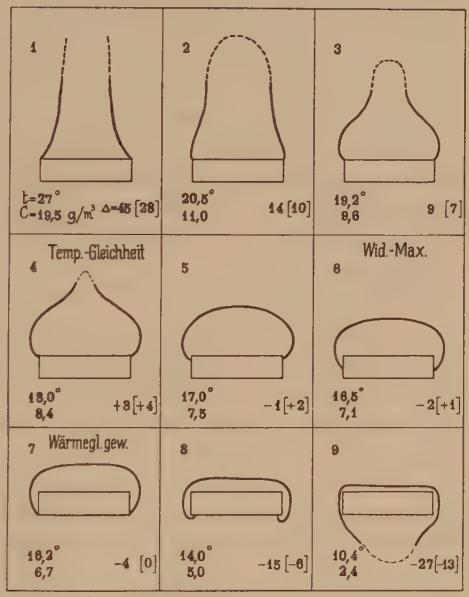

Abb. 7. Die Dampfhaubenform bei auf- und absteigenden Konvektionen, sichtbar gemacht durch ein großes Blatt Kobaltpapier (s. Text). Lufttemperatur 18,2°, absolute Feuchtigkeit 7,0 g/cbm. Luftdruck 703 mm Hg. Entsprechende Dichte der Luft d_L = 0,001 118 g/ccm. Schalendurchmesser 7,5 cm. t Wassertemperatur; C Konzentrationsdifferenz Wasser/Luft. Dichtedifferenz der Konvektionsluft gegenüber der Umgebungsluft $\triangle = 10^6 \cdot (d_L - d_W)$; dabei ist für die Konvektionsluft das eine Mal Wassertemperatur, das andere Mal (eingeklammerte Werte) halbe Erwärmung, bzw. Abkühlung $(t_W - t_L)/2$ angenommen worden.

maximum) kommt wohl dem Stefanschen Ellipsoid am nächsten, während Abb. 7 (Wärmegleichgewicht) im oberen Teil das flachere „Ellipsoid" zeigt, das Pallich (1897) ohne weiteren Kommentar feststellte (leider hat Pallich die Dampfhaube in den Seitenpartien zu wenig untersucht, um auf die absteigenden Konvektionen aufmerksam gemacht zu werden). Durch sukzessives Aufzeichnen der Rötungsgrenzen in gewissen zeitlichen Abständen (bei günstiger Versuchsanstellung sogar Photographieren) bekommt man auch die inneren und äußeren Dampfdruckschalen; denn zu jeder Rötungszeit gehört ja für sonst gleiche Bedingungen eine bestimmte Konzentrationsdifferenz. Sie sind in den Abbildungen weggelassen, sind aber senkrecht zur Konvektionsrichtung sehr genähert, in der Konvektionsrichtung in größeren Abständen, so daß sie leicht sinngemäß ergänzt werden können.

Nachdem die Tatsache und die Wichtigkeit der Konvektionsströmungen klargestellt sind, ist noch eine Diskussion der Anwendungen und Folgerungen notwendig.

c) Anwendungen.

1. Es handelt sich hier vor allem darum, die hervorgehobenen Versuchsergebnisse auf Grund der gewonnenen Anschauungen zu erläutern. Sehr lehrreich ist eine genauere Betrachtung der absoluten *Höhe des Maximalwiderstandes* (Ergebnis 3, S. 68). Diese ist als Wirkung zweier Faktoren aufzufassen, wie jeder übrige Teil der Widerstandskurve: Diffusion und Konvektion. Die nach dem Maximum zu mehr und mehr verschwindenden Konvektionen gestatten immer größere Annäherung an die theoretische Diffusionsdampfhaube (mit $w = 9$ bei $d = 6{,}87$ cm; vgl. S. 65). Der Grund der Nichterreichung liegt zum Teil darin, daß bei der verwendeten Versuchsanstellung die Konvektionen des trockenen Versuchsgefäßes nicht ausgeschaltet sind. Diese Konvektionen haben nämlich infolge der fehlenden Wasserdampfzufuhr einen wesentlich anderen Nullpunkt; er liegt bei Temperaturgleichheit mit Luft. Im Wärmegleichgewichtspunkt, wo bisher die meisten Verdunstungsversuche angestellt worden sind, herrschen absteigende Konvektionen, die die absteigenden Konvektionen der Verdunstungsfläche $\pm$ unterstützen (relative Dampfspannung höher als diejenige der Luft). Aber auch im Maximumpunkt sind unter diesen Verhältnissen absteigende *Gefäßkonvektionen* vorhanden, die eine völlige Entwicklung der Stefanschen Ellipsoidhaube verhindern. Erst wenn die relativen Dampfspannungen der Flüssigkeit und der Luft übereinstimmen, fallen die beiden Konvektionsnullpunkte zusammen, leider aber in den Punkt der Verdunstungslosigkeit $C = 0$. Wenn nun schon Verdunstungsmessungen in diesem Punkt unmöglich sind, macht es doch gerade Abb. 4 wahrscheinlich, daß die physikalischen Verhältnisse diesen Überlegungen recht geben. Allerdings scheint der Wert $w = 9$ auch nicht angenähert erreicht zu werden.

Diesen Eindruck gewinnt man auch aus Versuchen, wo eine dicht ans Gefäß anschließende Pappdeckelfläche die Flüssigkeitsebene fortsetzt, wie es die STEFANsche Ableitung eigentlich verlangt: der Widerstand wird durch diese Maßnahme nur unwesentlich erhöht. Deshalb ist noch an eine andere Erscheinung zu denken.

Konvektionen werden bedingt durch räumliche Temperaturänderungen und Wasserdampfgehaltsänderungen. Wenn in der Nähe der Flüssigkeit diese beiden Werte Konvektionslosigkeit ergeben, ist es noch gar nicht gesagt, daß in größerer Entfernung Konvektionslosigkeit gleichzeitig möglich ist. Das tritt nämlich nur dann ein, wenn in jedem Punkt der Umgebung die Temperatur soviele Grade unter derjenigen benachbarter Punkte liegt, als 0,155 mal den Überschuß des Dampfdruckes in mm Hg in diesem Punkt über denjenigen benachbarter Punkte ausmacht (bei einem mittleren Barometerstand von 700 mm Hg und einer mittleren Temperatur von 15°). Unter diesen Verhältnissen fördert nämlich 1° Übertemperatur den „Auftrieb" soviel wie 6,45 mm Hg Überdampfdruck (in Meereshöhe etwa 7 mm Hg; in 2800 m Höhe etwa 5 mm Hg). Diese Beziehungen errechnen sich aus einer Umformung der Formel für die Dichte auf S. 72. Das bedeutet, daß diese ganz bestimmte *Beziehung zwischen dem Wärmefeld und Wasserdampffeld* eines Verdunstungskörpers bestehen muß, ehe überhaupt, abgesehen von äußeren Störungen, reine Diffusionsverhältnisse zu erwarten sind. Ich überlasse die Behandlung dieses mathematischen Problems einem Physiko-Mathematiker, dessen Aufgabe es sein wird, herauszufinden, unter welchen Bedingungen der Temperatur, der relativen Dampfspannung usw. reine Diffusion möglich ist, bzw. ob vielleicht eine Nichterfüllbarkeit für verschiedene diffundierende Stoffe unter „gewöhnlichen" Versuchsbedingungen besteht. Ich zweifle nicht, daß unter Berücksichtigung dieser Spezialbedingungen das STEFANsche Gesetz seine volle Bestätigung erfahren wird. Wir Botaniker müssen uns damit abfinden, daß die Bedingungen für die Anwendbarkeit des STEFANschen Gesetzes (S. 58 f.) praktisch nie erfüllt sind.

Man wird auch hier noch einmal auf die Versuche mit kleinsten Poren verweisen und die Anwendbarkeit des STEFANschen Gesetzes auf diese noch offenhalten wollen. Ich bin fest überzeugt, daß sämtliche gemachten Bemerkungen auch in diesem Größenbereich gelten, muß aber gleichzeitig betonen, daß bis jetzt meines Wissens *keine Versuche mit kleinsten Poren* ausgeführt worden sind, die eine Entscheidung zuließen. Nur mit *Porenplatten* hat man experimentiert, Verdunstungsflächen also, von denen größere Teile verdunstungslos gemacht sind. Die damit gewonnenen Ergebnisse, die das STEFANsche Gesetz zu beweisen scheinen, sind sehr wahrscheinlich reine Zufallsbefunde, dadurch bedingt, daß die Verdunstungsförderung infolge von Konvektionsströmungen durch die gegenseitige Störung der Poren gerade aufgehoben wird. Eine porenlose Platte

hat ihre Temperaturkonvektionen; warum sollten sie nicht auch auf dem porenlosen Teil der Porenplatte bestehen, da bei den ausgeführten Laboratoriumsversuchen zweifellos Unterlufttemperatur bestand? Der hinzukommende Wasserdampf hebt einen Teil dieser Wirkungen auf; aber das Problem der Berechnung und Herstellung der Bedingungen für reine Diffusion ist hier nicht einfacher als bei einer einzigen Wasserfläche, sondern viel komplizierter.

Wir halten dafür, daß eine Porenplatte mit nur einigermaßen dichtem Porenbesatz einer gleich großen freien Fläche mehr gleicht als einer Vielheit von Poren. Auf ihr herrschen, wie ein Rauchversuch deutlich zeigt, radial über die Fläche streichende Strömungen, die für die Einzelpore Wind kleiner Geschwindigkeit darstellen und mit den axialsymmetrischen Konvektionsströmungen der einzelnen Verdunstungsflächen nichts zu tun haben. Die Verdunstung der Porenplattenporen geschieht unter Verhältnissen, die am ehesten denjenigen senkrecht (genauer schief) gestellter größerer Verdunstungsflächen entsprechen, wenn man den Wasserdampfdruck der jeder Pore zuströmenden Luft getrennt berücksichtigt.

Huber (1930) glaubt, die Gültigkeit des Stefanschen Durchmessergesetzes für kleine Poren nachgewiesen zu haben. Wir halten dafür, daß das beigebrachte Zahlenmaterial mindestens nicht genügend Beweiskraft besitzt. Trägt man nämlich die Huberschen Konstanten C in einem doppelt logarithmischem Koordinatensystem auf (z. B. Abszisse = log d und Ordinate = log C), so erhält man eine C-Kurve von ganz unwahrscheinlichem Verlauf. Am besten könnte man für die 10-μ-Poren einen 1/C-Wert von 97,4 verstehen (statt 974); Anhaltspunkte dafür erhält man aber aus Hubers Arbeit keine. Der Bestimmung der C-Werte muß große Aufmerksamkeit geschenkt werden (vgl. überdies S. 85 und S. 88/89).

Auf das Bestehen von Konvektionen haben Sierp und Seybold (1929) aus der Tatsache geschlossen, daß die Verdunstung kleiner Verdunstungsflächen durch Wind nur unwesentlich gefördert wird. Sie haben allerdings die Konvektionen besonders im Sinne äußerer Luftströmungen und der Luftturbulenz aufgefaßt, nicht als eigentliche Wärme- und Wasserdampfkonvektionen. Doch sind gewiß alle diese Faktoren an der Zerstörung der Dampfhauben beteiligt. Immerhin bleibt die Frage offen, ob man die geringe Windförderung nicht damit erklären sollte, daß die vorhandene Förderung durch gleichzeitig gesteigerte „Störung" zur Hauptsache kompensiert wird. Es scheint, daß meine Versuche mit 125-μ-Poren mindestens zum Teil so erklärt werden müssen (Abb. 3).

2. Die *Verschiedenheit der beiden Äste* der Widerstandskurve erklärt sich folgendermaßen: Vom Widerstandsmaximum nach rechts nehmen die aufsteigenden Konvektionen zu, nach links die absteigenden; gleichzeitig steigt aber nach rechts die Konzentrationsdifferenz, während sie

nach links abnimmt. Das hat zur Folge, daß die Absättigungserscheinungen Luv/Lee mit größer werdendem C vom Rand nach der Mitte stark zunehmen und den rechten Ast, trotz starker Konvektionen, am Absinken verhindern, so daß er viel rascher als der linke einen asymptotischen, fast horizontalen Verlauf erreicht. Ich habe Messungen mit der 6,87-cm-Schale ausgeführt, bei denen für C = 150 mm Hg der Widerstand nicht unter w = 2,0 sank (vgl. Abb. 2, 3, 4). Nach links (vom Maximum) nehmen die Konvektionen zu, während die Absättigung schwächer wird; daher der verblüffende Absturz. Im Absorptionsgebiet ist alles umgekehrt: den Absättigungserscheinungen entsprechen Austrocknungserscheinungen, die durch Zunahme nach links hin den linken Ast in seinem weiteren Verlauf auf der Höhe halten (Abb. 4). Die letzten Reste einer Widerstandskonstanz, die man auf Grund der Diffusionstheorie erwarten mußte, erklären sich also durch kombinierte Wirkung von Konvektion und Absättigung! Daß Wärmekonvektionen allein schon Ursache verschiedenen Widerstandes sein können, zeigt die verschiedene Höhe des Schnittpunktes der Widerstandskurve mit der y-Achse (Dampfdruckgleichheit mit Luft; nur Temperaturunterschied).

3. *Stellung der Verdunstungsfläche* (Abb. 5). Der Unterschied zwischen normaler und inverser Stellung erklärt sich wahrscheinlich dadurch, daß nach der Fläche gerichtete Konvektionen einen größeren Widerstand bedingen als von der Fläche fortstrebende. So folgt für die absteigenden Konvektionen der inversen und die aufsteigenden der normalliegenden Fläche ein kleinerer Widerstand als für die absteigenden der normalliegenden und die aufsteigenden der inversen. Das tiefere Widerstandsmaximum der inversen Fläche dagegen muß wohl durch die absteigenden Gefäßkonvektionen erklärt werden, die bei der inversen Fläche sämtlich am und zum Teil über den Rand der Verdunstungsfläche hinziehen. Für diese Erklärung spricht auch der Umstand, daß Widerstandsgleichheit für beide Stellungen in der Nähe des Temperaturgleichheitspunktes mit Luft eintritt. Als Bemerkung zur senkrechten Stellung sei nur erwähnt, daß diese zusammen mit Kobaltpapier die Frage sehr leicht und genau zu entscheiden gestattet, ob Konvektionen vorliegen und ob sie auf- oder absteigen.

4. *Umgebungswiderstände.* Als solche bezeichne ich alle diejenigen Teilwiderstände, die durch Hindernisse und Verdunstungskörper in der Umgebung der betrachteten Fläche entstehen. Dahin zähle ich vor allem den viel besprochenen Gefäßrand. Auf Grund der Diffusionstheorie muß man nach Brown und Escombe (1900), Renner (1910) u. a. einfach den Diffusionswiderstand der durch den Rand eingeschlossenen Luftschicht zum Dampfhaubenwiderstand hinzuzählen. Wenn die Konvektionen bei normalliegenden Flächen absteigend oder bei inversen aufsteigend sind, mag das in erster Annäherung gelegentlich zutreffen; der eigentliche Dampfhaubenwiderstand dürfte aber deutlich verändert sein.

Streben aber die Konvektionen aus dem Gefäß heraus, so entstehen Strömungen im Luftraum des Gefäßes, die man durch Rauchversuch noch bei recht engen Röhren nachweisen kann. Wie sich mit größerer Tiefe die Verhältnisse ändern, kann man vielleicht nach den Versuchsergebnissen anderer Forscher (z. B. Huber 1930) vermutungsweise angeben; an eine rechnerische Behandlung dieser Probleme ist vorläufig nicht zu denken. [Daß selbst in einer geschlossenen Röhre solche Konvektionen auftreten, werden wir anläßlich der Besprechung der „Methode der differenzierten Transpirationsbestimmung in unbewegter Luft" von Seybold und Fuesser (1931), S. 89, sehen.] Man wird deshalb in Zukunft nicht nur den Diffusions-, sondern ebensosehr den Konvektionshindernissen seine Aufmerksamkeit schenken müssen.

5. *Verdunstung einzelner Flächenteile.* Ohne eigene Versuche ausgeführt zu haben, möchte ich hier bemerken, daß die von verschiedenen Forschern festgestellten Abweichungen von der Stefanschen Theorie durch die gefundenen Konvektionen glatt erklärt werden. Winkelmann [1] hat bei Verdunstungsversuchen mit Benzol eine gewisse, aber keine quantitative Übereinstimmung mit Stefan gefunden, besonders was die Einzelteile der Fläche betrifft. Thomas und Ferguson glauben dabei eher an Störungen als an „any deficiency in the theory". Pallich (1897, S. 404—405) hat Versuche mit 4- und 5-Ringsystemen mitgeteilt, die gegenüber den Stefanschen Werten am Rand etwa 2,7mal, im Zentrum aber sogar etwa 5mal zu große Verdunstungsbeträge ergaben. Sowohl das Zuviel als die stärkere Steigerung im Zentrum erklären sich zwanglos durch die im Wärmegleichgewichtspunkt absteigenden Konvektionen. Noch besser in Einzelheiten gehen die von Seybold (1929, S. 27—30) in den Abb. 7—9 wiedergegebenen Versuche. Man erkennt deutlich, daß das Zentrum des konzentrischen und kreisförmigen Ringsystems wenig von den absteigenden Konvektionen merkt, daß der nächste Ring ihnen voll ausgesetzt ist, daß die äußeren Ringe etwas unter Absättigung leiden, und daß der äußerste Ring mit stärkster Strömung, zudem im Umknickungsgebiet der Stromlinien, wo leicht ungesättigte Luft von der Seite angesogen wird, sehr starke Verdunstung aufweist. Interessant ist, daß bei inverser Fläche (Abb. 8), wo die Konvektionen von außen nach dem Zentrum zu verlaufen (wie bei normalliegenden Flächen und aufsteigenden Konvektionen), der Rand gegenüber den mittleren Ringen stärker im Vorsprung ist. Seybold versuchte nicht, eine Deutung der Abweichungen von seinen „Idealkurven" (die nicht etwa Stefansche Kurven sind!) zu geben, sondern bemerkt S. 27: „Es ist überflüssig, die großen Streuungen der Werte zu klären; jedermann, der mit Verdunstungssystemen arbeitete, weiß, wie außerordentlich

[1] Winkelmann: Ann. Physik. **35**, 401 (1888), zit. nach Thomas und Ferguson 1917).

schwankend die Versuchsergebnisse sind." Wir können diese Abweichungen nicht mehr als Streuungen betrachten.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß schon STEFAN (1873) bekannt war, daß Konvektionen die Randverdunstung qualitativ ähnlich steigern wie Diffusion, und daß deshalb eine gewisse Durchmesserproportionalität auch unter deren Herrschaft möglich ist. Er schreibt in der dortigen Schlußbetrachtung: „Der Umstand, daß die Verdampfungsmenge für ein Becken nicht dem Flächeninhalte, sondern der Quadratwurzel aus diesem Flächeninhalte proportional ist, hat zur Folge, daß die Verdunstung großer Wasserflächen eine relativ geringere ist als jene der kleinen. Es mag hier noch hinzugefügt werden, daß dies nicht nur für die Verdunstung durch Diffusion, sondern auch für die Verdunstung durch Konvektion gilt. Bewegt sich ein Luftstrom über eine Wasserfläche, so wird er nur anfänglich, nachdem er über die Grenze derselben getreten ist, größere Mengen Wasserdampf aufnehmen, bei seinem weiteren Fortschreiten aber die Verdunstung nicht mehr viel fördern können." Diese Äußerungen zeigen, daß STEFAN weniger einseitig dachte als die meisten späteren Untersucher.

6. Die *Verdunstungsförderung durch Wind.* Wenn bei Verdunstungslosigkeit ($C = 0$) verschieden starke Wärmekonvektionen bereits stark verschiedenen Widerstand bedingen, müssen auch für den Windwiderstand nahe $C = 0$ ganz spezielle Verhältnisse vorliegen. Aller Widerstand einer freien Verdunstungsfläche beruht nur auf Absättigung, Dampfhaubenbildung. Eine solche Absättigung kommt bei sehr kleinen C und beträchtlichen Windgeschwindigkeiten fast nicht mehr zustande, weshalb es wahrscheinlich ist, daß der Windwiderstand für $C = 0$ (dort hört zwar jede Meßbarkeit und die Gültigkeit der Kontinuitätsgesetze auf) den Grenzwert $w = 0$ erreicht: *Die Windwiderstandskurve muß nach 0 absinken* und im negativen Gebiet wieder ähnliche Werte erreichen wie im positiven. Diese Verhältnisse werden durch die Abb. 2 und 3 wahrscheinlich gemacht (in Abb. 3 asymptotische Annäherung an die Gerade $C = 0$). Daraus folgt, daß die relative Verdunstungsförderung bei $C = 0$ den Wert ∞ erreicht. Das wäre bei speziellen Versuchen in diesem C-Gebiet zu berücksichtigen. Sehr ausgesprochen wird diese Erscheinung häufig allerdings erst unter $C = 1$ g/m³, da der Steilabfall der Ruhewiderstandskurve das Absinken der Windwiderstandskurve teilweise kompensiert. Die Interferenz dieser Erscheinung mit dem Widerstandsmaximum ruft so mannigfache Modulationen hervor, daß vor der unkritischen Deutung relativer Windförderungszahlen nicht genug gewarnt werden kann.

d) Folgerungen allgemeiner Natur.

1. Die bisherigen Verdunstungsversuche im Wärmegleichgewichtspunkt sind im allgemeinen bei schwachen absteigenden Konvektionen

ausgeführt worden. Dieser Punkt liegt im steilsten Teil der ganzen Widerstandskurve, so daß kleinste Temperatur- und Dampfdruckänderungen der Flüssigkeit und der Luft zu starken Verdunstungsschwankungen führen. (Auch ist der Widerstand beim Maximumpunkt für äußere Störungen besonders empfindlich.) Deshalb sind in Zukunft genaue *Temperatur- und Dampfdruckbestimmungen* unerläßlich. Seybold hat mit vollem Recht diese Forderung energisch vertreten; meine Untersuchungen können diese nur noch verschärfen. Es ist unbegreiflich, wenn Stocker (1931, S. 524) dem Psychrometer dieselben Mängel nachsagt wie dem Evaporimeter und dann bei seinen Versuchen doch ausgiebig das Evaporimeter verwendet und dann bei der Windwirkung feststellt: „Die Transpirationskurven folgen dabei stets dem Sättigungsdefizit und machen die windbedingte Evaporationssteigerung nicht mit."

2. Die zu Anfang des Kapitels über den Verdunstungswiderstand gestellte Frage nach der Abhängigkeit der Verdunstung von der *Konzentrationsdifferenz* konnte nur in erster Annäherung beantwortet werden: im großen und ganzen steigt sie mit der ersten Potenz von C. Die verschiedene Stärke der Konvektionen, die physikalisch als Wind aufgefaßt werden müssen, verhindert vorläufig eine genaue Lösung der Aufgabe. Trotzdem halte ich auf Grund von physikalischen Überlegungen dafür, daß die *einfache C-Proportionalität genau erfüllt ist:* einerseits gilt diese Beziehung ja im Gebiet der statischen Diffusion vollauf; andererseits hat Jeffreys (1918) für die Verdunstung einfacher Flächen im Winde eine Formel aufgestellt, die die Konzentrationsdifferenz als Faktor in der ersten Potenz enthält; diese lautet (Bezeichnungen etwas verändert):

$$i = 3{,}95 \cdot C\ (ku\ a^3)^{1/2}$$

i = Verdunstungsmenge in g/sek
C = Konzentrationsdifferenz g/ccm
k = Austauschzahl in [$cm^2\ sek^{-1}$], im Minimum = Diffusionskoeffizient
u = Windgeschwindigkeit in cm/sek
a = eine bestimmte Dimension der Fläche, auch Radius eines kreisförmigen Gefäßes in Zentimeter

Die Formel gilt zwischen den Werten ua/k = 4 und ua/k = 10^4.

Eine eingehende Dimensionsbetrachtung dieser Gleichung ergibt, daß bei noch so verschiedenen Exponenten des Radius a und des Klammerausdrucks, C den Exponenten 1 beibehalten muß, da die Masse (g) nur dort vorkommt. Nimmt man an, die Verdunstung folge überhaupt ganz allgemein einer Formel von der Form:

$$i = c \cdot C \cdot u^q \cdot k^m \cdot a^b \quad (q, m, b = \text{die unbekannten Exponenten})$$

und führt die Dimensionsbetrachtung weiter aus, kommt man zu folgender Formel:

$$i = c \cdot C \cdot u^{b-1} \cdot k^{2-b} \cdot a^b.$$

Die Spezialfälle b = 1 und b = 2 liefern die Beziehungen

$$i = c \cdot C \cdot k \cdot a \quad \text{und} \quad i = c \cdot C \cdot u \cdot a^2.$$

Die erste Beziehung stellt das Stefansche Diffusionsgesetz dar, die zweite wohl eine Formel für sehr starken Wind, wo von einem Wasserdampfaustausch in senkrechter Richtung nicht mehr die Rede sein kann. Damit soll keineswegs die allgemeine Anwendbarkeit dieser Verallgemeinerung der Formel von Jeffreys bewiesen werden. Ein Physiker muß sich wahrscheinlich dagegen aussprechen. Aber es soll damit gezeigt werden, daß bei den so variabel befundenen Verdunstungsexponenten die *Forderung der Homogenität einer Formel* zu einer Gleichungsform führen muß, die bis jetzt kaum zur Erörterung stand. Und da diese Formel als erste rein formell einer kombinierten Diffusions-Konvektionstheorie der Verdunstung gerecht wird und gleichzeitig die Verdunstung im Winde einschließt, erachte ich sie für wert eines Hinweises.

3. Mit diesem Hinweis sind aber noch zwei Punkte in den Vordergrund gerückt, die in Zukunft volle Aufmerksamkeit verdienen und Licht auf die bisher aufgestellten Verdunstungsformeln werfen: 1. Ein Geschwindigkeitsfaktor darf mit Rücksicht auf die hier dargelegten Versuchsergebnisse auch in Formeln für „Ruhe"-Verdunstung nicht fehlen. 2. Es bestehen Beziehungen zwischen den Exponenten der verwendeten Längendimension der Fläche, der Austauschzahl und der Windgeschwindigkeit. Das steht aus Gründen der Dimensionsgleichheit außer Zweifel.

e) Die Verdunstungsformeln.

Die Formeln von Stefan und Jeffreys sind die einzigen, die die Forderung der Homogenität erfüllen und damit die einzigen, die größere Wahrscheinlichkeit auf experimentelle Bestätigung besitzen. Ihre Nichtverwendbarkeit kann einzig durch unzuverlässige oder unvollständige Prämissen bedingt sein, und da diese Prämissen in den Grundanschauungen über den Vorgang bestehen, muß heute nach Feststellung der gesetzmäßigen Konvektionen der Stefanschen Formel endgültig die Eigenschaft einer allgemeinen Verdunstungsformel abgesprochen werden. Die Formel von Jeffreys ist unter Voraussetzungen abgeleitet, die eine allgemeine Verwendung nicht zulassen, insbesondere auch dem Konvektionswind nicht Genüge leisten. Zwar liegen die „Verdunstungsexponenten" (Exponent irgendeiner Längendimension) bei mittleren Flächengrößen nach den Untersuchungen von Thomas und Ferguson (1917) bei etwa 1,69 und nach meinen Versuchen auch zwischen 3/2 und 5/3, was mit dem Exponenten von Jeffreys von 1,5 leidlich übereinstimmt.

Wir stehen damit vor der Alternative, eine mathematische Klärung des Verdunstungsvorganges abzuwarten, oder aber empirische Formeln zu Hilfe zu nehmen. In das Gebiet der empirischen Formeln gehören die zwei häufig zitierten, von denen die erste oft angewendet wird (z. B. Seybold 1927, Huber 1930):

$i = k F^{n/2}$
k = eine Austauschzahl, Konstante
F = Fläche
n = Verdunstungsexponent

$i = k C (r^2 \pi + \alpha r \pi)$
k = Diffusionskoeffizient (Seybold 1929, S. 12)
C = Konzentrationsdifferenz
r = Radius der Verdunstungsfläche
α = Koeffizient der Randfeldaktivität

Es ist selbstverständlich, daß sich jeder beliebige Verdunstungswert in jede beliebige algebraische Form bringen läßt, wenn man nur durch mindestens einen unbestimmten Koeffizienten oder Exponenten für die nötige Elastizität sorgt. Wir wollen aber nicht Einzelwerte, sondern Gesetzmäßigkeiten einkleiden; deshalb darf auch eine empirische Formel von vornherein nicht gegen die gewonnenen Grundanschauungen verstoßen, soll sie nicht unanwendbar und hinfällig werden.

Damit ist nicht gesagt, daß eine mangelhafte empirische Formel nicht Teile der wahren Gesetzmäßigkeit enthält und zum Fortschritt der Erkenntnis Wesentliches beitragen kann. Das ist besonders mit der erstgenannten Formel der Fall, die durch die Diskussion Seybolds (1927) die Ansicht erhärtete, daß nicht die Fläche (landläufige Ansicht) oder der Radius (Stefan) in der wahren Verdunstungsformel stehen könne, die auch eine Festlegung etwa auf den Exponenten 1,5 (wie es in Anlehnung an Jeffreys möglich gewesen wäre) verhinderte. Aber freilich dürfen wir auch nicht an dieser Formel kleben bleiben, besonders da sie wegen der vielseitigen Abhängigkeit des Exponenten keine andere Anwendung als diejenige der Berechnung der in der Deutung nicht ganz klaren „Verdunstungsexponenten" gestattet. Der Schluß Seybolds, daß der Dampfdruck exponentiellen Charakter haben müsse, weil n mit C variiert, ist heute nicht mehr bündig, wo wir wissen, daß durch C-Änderungen die Konvektionsgeschwindigkeit verändert werden kann. Es scheint mir auf Grund der Dimensionsbetrachtung eine ausgemachte Sache, daß C als einfacher Faktor zu behandeln ist. Damit ändert sich der „Verdunstungsexponent" für genau vergleichbare Versuche um kein Haar. Schlimmer ist aber bei Vergleich mit der Formel von Jeffreys und meiner Verallgemeinerung die Feststellung, daß k wahrscheinlich keine von n unabhängige Größe darstellt und zudem die bei verschiedenen Flächengrößen verschiedene Konvektionsgeschwindigkeit einschließt. Daraus erklärt sich wohl die etwas wirre und undurchsichtige Exponentenvariation. Man darf deshalb zur Berechnung des „Verdunstungsexponenten" nicht mehr den bekannten einfachen Weg einschlagen, sondern muß vielleicht die mathematische Behandlung der Konvektionsverdunstung abwarten. Bis dahin ist es auf alle Fälle richtiger, von Flächenexponent der Verdunstung zu sprechen als von Verdunstungsexponent. Vielleicht sind es Windversuche mit genau bekannten Geschwindigkeiten und Anlehnung an Jeffreys, die uns bald einen Schritt weiter bringen.

Die zweite eben zitierte Formel von SEYBOLD dagegen dürfte nach den vorliegenden Untersuchungen dem Verdunstungsvorgang kaum genügen.

Es gibt noch einige verkappte Ansätze zu Verdunstungsformeln in der botanischen Literatur, von denen zwei hier erwähnt sein sollen. Der erste betrifft die hier so oft gebrauchte Widerstandsformel (S. 52). Aus ihr ergibt sich $i = nCF/w$. Die Größe w enthält hier alles, was in der Formel sonst fehlt oder falsch ist (wie der Flächenexponent der eben besprochenen Formel). Ihr größter Mangel liegt in der Nichtelimination der Wind- und Konvektionsgeschwindigkeit, ein Mangel, den sie mit den gebräuchlichen Angaben der spezifischen Verdunstungsstärke i teilt. Was den Flächenexponenten betrifft, vgl. man S. 48 dieser Arbeit. In ihrem ganzen Wesen ist diese Formel nicht dazu berufen, die endgültige mathematische Form des Verdunstungsgesetzes zu liefern; in dieser oder in einer ähnlichen Form, je nach dem Zweck der Untersuchung, wird sie aber in der Physiologie und Ökologie ihren Platz behaupten.

Auch das HUBERsche Störungsgesetz (HUBER 1930) stellt eine mathematische Fassung des Verdunstungsvorganges dar. Zwar ist es unter der nicht immer zutreffenden Voraussetzung abgeleitet worden, das Problem lasse sich mit Umgehung der noch unbekannten Absolutwerte relativ behandeln. Genau genommen hätte diese Voraussetzung eine vorsichtige Begründung verlangt; denn noch heute herrscht die Auffassung, daß bei gleichbleibender Porendichte die Verdunstung einer Porenplatte der Plattenfläche proportional zunehme, während die Verdunstung einer freien Wasserfläche ein solches Gesetz bekanntlich nicht erfüllt. Glücklicherweise stellt sich aber heraus, und das bestätigen meine Versuche, daß die relative Verdunstung einer Porenplatte bei gleichbleibender Porengröße und -dichte von der Größe der Porenplatte so gut wie unabhängig ist. Das bestätigt aufs schönste meine auf S. 78 aufgestellte Behauptung, eine Porenplatte gleiche einer freien Wasserfläche mehr als einer Vielheit von Poren (bei einigermaßen dichtem Besatz). Die rechte Seite des HUBERschen Störungsgesetzes kann etwas umgeformt werden:

$$y = \frac{x}{1-(1-C)(1-x)} = \frac{f}{C(F-f)+f}$$

y = relative Verdunstung in Bruchteilen der freien Verdunstung; x = relatives Porenareal in Bruchteilen der Gesamtfläche; f bezeichnet die verdunstende Porenfläche; (F—f) den nicht verdunstenden Teil der Porenplatte. Man erkennt deutlich, daß C den Charakter eines Störungskoeffizienten aufweist, durch dessen Steigerung y abnimmt (für $C = 1$ wäre $y = f/F = x$). Das ist verhältnismäßig leicht einzusehen; wichtig für ein eventuelles tieferes Eindringen in die physikalischen Vorgänge sind die Stellung von C und der Nachweis einer gewissen Konstanz. Mit

Rücksicht auf die Möglichkeit, daß die Konvektionen der Porenplatten gegenüber denjenigen freier Flächen etwas verändert sind, darf allerdings mit einer absoluten Konstanz nicht gerechnet werden.

Die Ansicht Hubers aber, daß 1/C nichts anderes sei als die spezifische relative Höchstverdunstung der ungestörten Poren, kann nicht richtig sein. Es handelt sich bei dieser rein mathematischen Herleitung um eine unerlaubte Extrapolation. Das Störungsgesetz enthält in der Voraussetzung, daß das Verdunstungsverhältnis der Porenplatte zur gleich großen Wasserfläche eine Konstante sein soll, eine Bedingung, die bei x nahe gleich O, d. h. bei sehr kleiner Porenzahl nicht mehr erfüllt ist. Diese Konstanz beruht offensichtlich auf der Tatsache, daß das Konvektions- und Wasserdampffeld der Porenplatte demjenigen einer freien Wasserfläche ähnlich ist. Das ist aber nur dann möglich, wenn jedes Flächenteilchen der freien Wasserfläche durch ein überall im gleichen Maßstab verkleinertes repräsentiert ist. Sobald die Poren so gering an Zahl oder so verteilt sind, daß sich eine statistisch gleichmäßige Repräsentation nicht mehr ergibt, ist das Hubersche Störungsgesetz überhaupt nicht mehr anwendbar. Überdies geht aus allen Versuchen deutlich genug hervor, daß eine einzelne ungestörte Pore im Zentrum verschieden großer Porenplatten gleichviel verdunstet, und daß deshalb die spezifische relative Höchstverdunstung keine Konstante ist. Bei sehr kleinen Poren ist allerdings noch bei recht kleinen Porenarealen eine gleichmäßige Repräsentation möglich; dann hat 1/C wohl den Sinn, den ihm Huber beilegt, aber es darf nicht als Höchstverdunstung schlechthin, als Höchstverdunstung einer Einzelpore aufgefaßt werden, sondern als Höchstverdunstung einzelner, sich gegenseitig nicht störender Poren in dem bestimmten Konvektionswind. Mit Hilfe solcher Resultate auf die Gültigkeit des Stefanschen Gesetzes für kleine Poren zu schließen, ist nicht ohne weiteres erlaubt.

3. Der Transpirationswiderstand.

a) Einleitende Versuche.

Die an einfachen physikalischen Verdunstungssystemen festgestellten gesetzmäßigen Konvektionserscheinungen fordern zu einer diesbezüglichen Prüfung für Pflanzenteile heraus. Stellen wir zunächst die Frage: Ist die Widerstand-Konzentrationsdifferenzkurve eines Blattes den gefundenen Kurven ähnlich?

Da es außer durch dunkle Wärmestrahlung unmöglich ist, im Laboratorium die Temperatur eines freien Blattes in kurzen Abständen stark zu verändern, blieb nichts anderes übrig, als die zu untersuchenden Blätter in frischem Zustande auf eine verlötete Blechschachtel mit Hilfe von Kakaobutter aufzudichten und die Wasserfüllung der Schachtel auf verschiedene Temperaturen einzustellen (Kakaobutter wird allerdings bei

Temperatur über 30° zu weich). Damit verzichtet man auf ganz normales Transpirieren, da bei einseitiger Abdichtung die freie Seite übernormal transpiriert; doch handelt es sich hier nur um eine grundsätzliche Abklärung der Frage. Ferner dürfen bei einfacher Versuchsanstellung die Spalten nur wenig oder nicht geöffnet sein, da sonst starke Widerstandsänderungen das Bild trüben. Versuchstechnisch ist zwar bei Beschränkung auf etwa je zwei C-Werte links und rechts vom Maximum

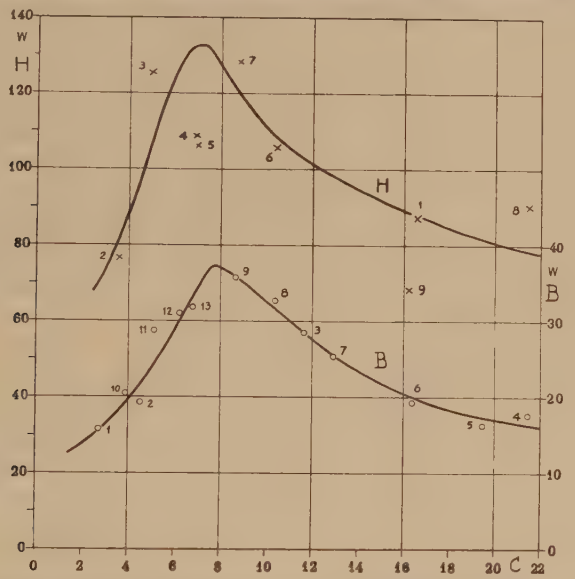

Abb. 8. Abhängigkeit des Blattwiderstandes w von der Konzentrationsdifferenz C (in g/cbm). Die Wirksamkeit der Konvektionsströmungen bei pflanzlichen Objekten. *Brassica oleracea* B: Maßstab rechts. *Hedera Helix* H: Maßstab links (vgl. S. 87/88). Die Zahlen bei den Meßpunkten geben die zeitliche Reihenfolge der Einzelversuche wieder.

eine Meßreihe durchführbar, die an Hand von zeitlichen Interpolationen die Aufnahme einer Widerstandskurvenschar für abnehmendes Porenareal ermöglicht und zu sehr interessanten Ergebnissen führen muß.

Abb. 8 gibt zwei Versuche mit *Brassica oleracea var. gongylodes* und *Hedera Helix* wieder (vom 30. bzw. 28. 1. 32). Die Größenordnung der Transpirationswiderstände läßt auf weitgehend geschlossene Spalten schließen (vgl. z. B. die bei den ökologischen Messungen S. 147 und 151 mitgeteilten Widerstände). Die verwendeten Blattflächen stellten kreisrunde Ausschnitte (Randabdichtung!) von 36,6 bzw. 35 qcm Fläche dar. Die mittlere Lufttemperatur betrug bei *Brassica* 20,4°, bei *Hedera* etwa 16,6°, die absolute Luftfeuchtigkeit betrug etwa 6,8 bzw. 6,0 mg/cdm. Barometerstand 720 mm Hg. Die Versuchsdauer erstreckte sich in beiden Fällen auf im ganzen etwa 5 Stunden, da der hohe Widerstand ein rascheres Arbeiten unmöglich machte. *Hedera* ergab auch so noch zu kleine

Transpirationsmengen, um größere Schwankungen zu vermeiden. Daß trotz der langen Versuchsdauer keine wesentlichen Widerstandsänderungen eingetreten sind, zeigt Abb. 8, wo die zeitliche Reihenfolge der Messungen durch Zahlen bezeichnet ist. Sonst sind die Versuche genau so ausgeführt wie die Verdunstungsversuche.

Versuchsergebnis. Trotz der sehr hohen Transpirationswiderstände zeigen die Widerstandskurven genau dieselben qualitativen Abhängigkeiten von C wie die untersuchten physikalisch einfachen Flächen. Sie zeigen Verdunstungslosigkeit ziemlich genau beim Taupunkt der Luft. Das Widerstandsmaximum liegt dort, wo wir es nach unseren bisherigen Erfahrungen suchen müssen: Tabelle 15 zeigt den Grad der Übereinstimmung (erste Zeile *Brassica*; sechste Zeile *Hedera*). Besonders die Kurve für *Brassica* verläuft gut proportional derjenigen für eine gleich große freie Wasserfläche; ihre w-Werte sind fast durchgehend 7—8mal größer. Vorliegende Messungen dürften die ersten quantitativen und ausführlichen Untersuchungen darstellen über die *Abhängigkeit der Transpiration von der Konzentrationsdifferenz C* bzw. von der Dampfdruckdifferenz in unbewegter Luft.

b) Analyse des Kutikularwiderstandes.

Die Versuche mit *Brassica* und *Hedera* sind vortrefflich geeignet, uns über das Wesen des Kutikularwiderstandes aufzuklären, was um so wichtiger ist, als damit auch die Grundlagen der Stomatärtranspiration beleuchtet werden. In der Literatur ist die Kutikulartranspiration meist recht kurz und nebensächlich behandelt worden. Man weiß, daß sie gegenüber freien Wasserflächen oft sehr stark reduziert ist; man weiß auch, daß sie durch Wind stark gefördert wird. Soweit sagen meine Versuche gegenüber diesen älteren Erfahrungen nichts Neues.

Die Problematik beginnt erst, wenn eine Erklärung des Vorganges, insbesondere eine Lokalisierung des Widerstandes, versucht wird. Vor der Ausführung dieser Versuche hatte ich genau diejenige Auffassung vom Kutikularwiderstand, die Seybold[1] vertritt: Der gemessene Totalwiderstand der Kutikula liegt zum Teil in der Dampfhaube, zur Hauptsache in Membran und Kutikula. Nach dieser Auffassung muß bei Konvektionen und Wind der Widerstand nur um den Dampfhaubenwiderstand kleiner werden, also bei den bei *Brassica* und *Hedera* verwendeten Flächengrößen um ungefähr 5 Einheiten (freie Wasserflächen Abb. 3). Statt dessen sehen wir ein Absinken von 36 auf 16 bzw. von 135 auf 80 Einheiten schon allein bei Konvektionsströmungen. Wollte man sich den Hauptteil des Widerstandes trotz dieser Befunde in der Membran denken, so müßte man die physikalisch unmögliche Annahme machen, der Wind dringe in die Gelstruktur ein und setze dort den Widerstand ebenfalls

[1] Seybold: Erg. Biol. **6**, 573 (Schema!) (1930).

herab. Die im Schema Seybolds wiedergegebene Kurve des Dampfdruckabfalls widerspricht deshalb den empirischen Befunden.

Den Tatsachen wird folgende Auffassung besser gerecht: Der durch die Membran und Kutikula hindurchgetretene Wasserdampf, der an der Verdunstungsschicht Maximaldampfdruck aufweist, besitzt an der Austrittsöffnung einen bestimmten, nur wenig verkleinerten Dampfdruck. In diesem Moment wird der Diffusionsquerschnitt plötzlich vielmal größer, so daß infolge einer allseitigen Ausbreitung des Wasserdampfes die Dampfkonzentration auf sehr kurze Distanz sehr stark abfällt. Von einer gewissen Distanz ab fließen die Flächen gleicher Dampfkonzentration so gut zusammen, daß sie in ihrer Form von denjenigen einer freien Wasserfläche nicht mehr abweichen. Von da ab müssen deshalb auch die Widerstände der Dampfhauben einer freien Wasserfläche und einer Porenplatte annähernd übereinstimmen. Diese Distanz nimmt mit der Porengröße zu und ab, wie eine Überlegung durch schematische Zeichnung ohne weiteres zeigt. Sind die Poren an oder unterhalb der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit, so ist diese Ausbreitungsschicht außerordentlich dünn derselben Größenordnung. Daraus folgt, daß die übrige, also praktisch die ganze Dampfhaube, dieselbe Struktur und damit denselben Widerstand aufweist, wie diejenige der gleich großen Wasserfläche.

Nach dieser Auffassung liegt der Hauptwiderstand in einer sehr dünnen Oberflächenschicht, einem Oberflächenhäutchen. Die Versuche der Abb. 8 sollen danach quantitativ betrachtet werden. Als Schlüssel für diese Berechnungen sei zuerst das relative Porenareal bestimmt (x). Das Huberssche Störungsgesetz (vgl. S. 85) liefert uns die Beziehung dafür:

$$x = \frac{C}{C - 1 + 1/y}$$

Die relative Verdunstung (hier reziprokes Widerstandsverhältnis) beträgt für *Brassica* $y = 5/36 = 0{,}139$ $(1/y = 7{,}2)$, für *Hedera* $y = 5/135 = 0{,}037$ $(1/y = 27{,}0)$. Die Störungskonstante C ist vom Porendurchmesser abhängig und kann deshalb im allgemeinen ohne dessen Kenntnis nicht angegeben werden. Uns kommt eine Eigenschaft dieser Konstanten sehr zustatten, die sich aus einer Aufzeichnung der Huberschen Versuchsresultate in einem doppelt logarithmischem Maßsystem ergibt.

Die einigermaßen sicher bestimmten Huberschen Werte lauten:

Porendurchmesser	11,3 mm	1,13 mm	50 μ	(10 μ)
C	0,276	0,050	0,013	(0,00103)

Bei der geringen Zahl von gegebenen Punkten muß man die Diskussion des weiteren Kurvenverlaufs durchführen. Man erkennt, daß sich die C-Kurve nach großen Durchmesserwerten zu mehr und mehr dem Wert 1 nähert. Andererseits ergeben molekularkinetische Überlegungen die unumstößliche Tatsache, daß bei freien Wasserflächen von mehrfacher

Molekülgröße (d. h. bei 10^{-8}—10^{-7} cm) oder bei Poren von der Größenordnung der mittleren freien Weglänge der Wassermoleküle (10^{-6} bis 10^{-5} cm) die Verdunstung mit kleiner werdender Fläche bzw. Pore stark gehemmt wird und schließlich ganz aufhört. Deshalb steigt von dieser Größenordnung an abwärts die C-Kurve wiederum zu höheren Werten an, um bei Molekülgröße den Wert ∞ zu erreichen. Wir halten auch aus diesem Grund (vgl. S. 78) den 1/C-Wert von 974 (C = 0,00103) für nicht ganz zuverlässig. Aus diesen Gründen setzen wir für eine wahrscheinliche Größenordnung der Kutikulagelporen von etwa 0,5 μ einen C-Wert von 0,0075 ein. Dadurch ergibt sich mit obiger Formel für:

Brassica: x = 0,00121 *Hedera:* x = 0,000288

Beachtet man, daß das relative Porenareal ein Näherungsmaß für den Diffusionsquerschnitt im Gelkörper drin darstellt, so läßt sich der innere Widerstand berechnen, sobald man die Länge des Diffusionsweges kennt. Eine direkte Bestimmung läßt sich wohl kaum durchführen. Für die Annahme aber, daß Membran und Kutikula wasserfrei sind, lassen sich Maximalwerte errechnen, wenn wir die gesamte Dicke Membran + Kutikula mit 4 μ für *Brassica* und 8 μ für *Hedera* einsetzen. Da der Widerstand einer 1 cm dicken Luftschicht etwa 4 absolute Einheiten beträgt (S. 63), folgt für den inneren Widerstand w_i die Beziehung:

$$w_i = \frac{0{,}0004\,d}{x}$$

d = Dicke in μ
x = relatives Porenareal, hier zugleich Diffusionsquerschnitt

Auf Grund dieser Überlegungen ergibt sich folgende Zusammenstellung der Widerstandsverteilung und des Konzentrationsabfalls bei Maximalwiderstand:

	Brassica		*Hedera*	
	w	C g/cbm	w	C g/cbm
Gesamtheit	36,0	8,0	135,0	6,0
Membraninneres	1,3	0,3	11,1	0,5
Ausbreitungsschicht	29,9	6,6	118,9	5,3
Dampfhaube s. str.	5,0	1,1	5,0	0,2

Der Vergleich wird am besten wie hier für den Maximalwiderstand durchgeführt; durch vorliegende Berechnungen wird nämlich anschaulich gezeigt, daß die Dampfhaube im engeren Sinne eine ganz andere Konzentrationsdifferenz aufweist als bei einer freien Wasserfläche; meine Verdunstungsversuche haben aber ergeben, daß für eine bestimmte Flächengröße nur der Maximalwiderstand einigermaßen von C unabhängig ist. Diese Maximalwiderstände werden am besten ein für allemal durch Verdunstungsversuche bestimmt, während der Maximal-Kutikularwiderstand jedesmal ermittelt werden muß. Da die hier dazu verwendete Methode der einseitigen Abdichtung zu fehlerhaften Werten führt (man kann natürlich die andere Seite in ein abgeschlossenes und mitgewogenes Gefäß mit einem wasserdampfabsorbierenden Stoff ver-

dunsten lassen), sind vorläufig näherungsweise ebensogut diejenigen Werte als Maximalwerte verwendbar, die man bei einer einmaligen w-Bestimmung im Laboratorium bei diffusem Licht und ruhiger Luft erhält (da sie dem Maximalwert nahestehen).

Die Überschlagsrechnungen lassen erkennen, daß der *Hauptwiderstand in der Ausbreitungsschicht* liegt und also eigentlich auch ein Außenwiderstand ist; da er aber doch durch den Bau der Membran bzw. der Kutikula bedingt ist und bestimmt wird, ist es vielleicht richtiger, diesen „Ausbreitungswiderstand" als strukturbedingten Blattwiderstand aufzufassen; ja er kann mit w_i vereinigt als Membranwiderstand bezeichnet werden. Der Unterschied gegenüber der von SEYBOLD vertretenen Auffassung besteht also nur darin, daß die Lokalisation des Hauptwiderstandes außerhalb der Blattstruktur seine Beeinflußbarkeit durch Wind verständlich macht.

Der schätzungsweise berechnete C_i-Wert zeigt, daß unter diesen Verhältnissen der osmotische Druck der Kutikularoberfläche bei *Brassica* maximal (vgl. die Maximumbedingung S. 90) 27 Atm., bei *Hedera* 57 Atm. höher liegt als im Verdunstungsniveau (wo der osmotische Wert gleich oder höher als die Saugkraft der Zelle ist). Höhere C-Werte, erhöhte Saugkraft, besonders aber Wind führen zu einer Entquellung der Außenschicht der Membran, da der Wassergehalt eines Gels im Sättigungsgebiet stark von der relativen Dampfspannung abhängt. Das verursacht eine Verkleinerung der Interstitien, eine Verkleinerung des x und eine Vergrößerung des w. Das *incipient drying* erklärt sich unter diesem Gesichtspunkt zur Hauptsache nicht durch Verlängerung des Diffusionsweges, sondern durch *Verengerung*. GRADMANN (1932, S. 617) hat neuerdings auch Bedenken gegen eine Erhöhung des Diffusionswiderstandes durch weitgehende Entleerung der Gelporen geäußert. Daß die Kutikulartranspiration nicht etwa bei kleinen relativen Dampfspannungen arbeitet, folgt aus der Tatsache der Übereinstimmung des Punktes der Verdunstungslosigkeit mit dem Taupunkt der Luft. Daraus und aus der verschiedenen Lage der Widerstandsmaxima folgt nebenbei, daß die Kutikulartranspiration nicht kritiklos mit der Verdunstung von konzentrierten Lösungen verglichen werden darf. Bei Lösungen ist der Widerstand der „Ausbreitungsschicht" so gut wie nicht wegwischbar.

c) Analyse des Stomawiderstandes und des Windeinflusses auf die Transpiration.

Angesichts der nachgewiesenen wirkungsvollen Konvektionen erhebt sich die Frage, die auch BROWN and ESCOMBE (1900) in der Einleitung kurz berühren und ohne weiteres verneinen: Ist es möglich, daß Konvektionen durch Spaltöffnungen eindringen und dadurch die Wasserabgabe fördern?

Die Entscheidung der Frage ist nur an Hand quantitativer Angaben über Blattbau und Transpiration möglich. Ich wähle aus meinen Messungen an *Ranunculus acer* (gut meßbare Spalten, nur unterseits; Epidermisabzüge sind leicht zu erhalten) folgendes Beispiel guter Öffnungsweite (14. 10. 31): Spalten/qmm = 92; einfache Blattfläche = 1250 qmm; Totalspaltenzahl = 115 000; Fläche einer Spalte = 90 μ^2 (mittlerer Durchmesser 10,7 μ); Totalspaltenfläche = 10,36 qmm (relatives Spaltenareal = 0,83%); Spaltenkanallänge etwa 14 μ; Wassergehaltsdefizit des Blattes (vgl. S. 111 f.) klein, etwa 5,5% des Sättigungsgewichts. Transpiration = 1,61 mg in 1 Min. bei einer Konzentrationsdifferenz C = 7,5 mg/cdm und 19° Lufttemperatur bei diffusem Licht im Laboratorium. Barometerstand b = 710 mm Hg. Daraus folgt mit n = 1,21 ein Widerstand von w = 8,46 (beide Flächen = 25 qcm) bei einem aus anderen Versuchen (zum Teil S. 128) bekannten Kutikularwiderstand von etwa 42 CGS. Damit berechnet sich die stomatäre Leitfähigkeit in erster Annäherung aus x + 1/42 = 1/8,46 zu 0,0944 und der stomatäre Transpirationsanteil zu 0,0944/0,1182 = 0,8, d. h. 1,28 mg/Min.

Berechnung der Luftmenge, die zu diesem Wasserdampftransport notwendig ist: Bei 19° enthält ein Kubikdezimeter gesättigter Luft 16,35 mg Wasserdampf, bei dem angegebenen Defizit in Wirklichkeit nur 8,85 mg/cdm. Soll diese Luft als Transportmittel dienen, so ist zum Transport von 7,5 mg Wasserdampf mindestens 1 cdm Luft nötig (mehr, wenn keine völlige Sättigung erfolgt). Für 1,28 mg/Min. sind minutlich 0,171 cdm Luft nötig oder 2850 cmm sekundlich. Diese Luftmenge muß aus einer Gesamtquerschnittsfläche von 10,36 qmm austreten, so daß die Austrittsgeschwindigkeit 27,5 cm/sek betragen muß. Dieses Ergebnis muß verschieden gedeutet werden, je nachdem man Diffusion oder Konvektion annimmt:

Diffusion. Nach der kinetischen Gastheorie kann der in der Luft befindliche Wasserdampf infolge Wirkungsgleichheit aus dem Spiel gelassen werden. Für den Überschuß muß man deshalb annehmen, daß er sich innerhalb der als ruhig anzunehmenden Luft im Spaltenkanal mit 27,5 cm/sek nach außen bewegt.

Konvektion. Die mit Luftdampfdruck irgendwo eintretende Luft sättigt sich im Blattinnern und tritt mit einer Geschwindigkeit von 27,5 cm/sek durch den Spaltenkanal aus. Da die Spalten praktisch gleich groß sind, muß die Hälfte dem Lufteintritt, die Hälfte dem Austritt dienen, weshalb die Austrittsgeschwindigkeit doppelt so groß, also 55 cm/sek sein muß.

Welche Deutung hat größere Berechtigung? Da die Strömung in engen Röhren einen beträchtlichen Widerstand erfährt, muß die Frage aufgeworfen werden: Welcher Druck ist zur Erzielung einer Geschwindigkeit von 55 cm/sek nötig, und woher stammt er? Da es sich um kleine

Druckdifferenzen handelt, kann das Gesetz von POISEUILLE für Flüssigkeiten direkt verwendet werden:

$$p = \frac{V \cdot 128 \cdot n \cdot L}{t \cdot \pi \cdot d^4}$$

$$p = \frac{55 \cdot 32 \cdot 0{,}000188 \cdot 14}{0{,}00107 \cdot 10{,}7}$$

$p = 404$ dyn/qcm $= \mathbf{0{,}412}$ **g/qcm**

V/t = sekundliche Menge (Vol.) $= 55\ d^2\,\pi/4$
n = Koeffizient der inneren Reibung, bei 19° etwa 0,000188 CGS
L = Rohrlänge $= 14\ \mu$
d = Rohrdurchmesser $= 10{,}7\ \mu = 0{,}00107$ cm

Erst, wenn die Existenz eines Druckes dieser Größenordnung nachgewiesen werden kann, darf Konvektion angenommen werden. Dieser Druck ist klein, aber doch noch viel zu groß, um durch einfachen Auftrieb erwärmter und dampfgesättigter Luftmassen hervorgerufen zu werden. 1 Liter Luft müßte um den für unsere Verhältnisse ungeheuren Betrag von 0,4 g leichter als die Umgebungsluft sein (Umgebung z. B. 1,1 g/cdm) und müßte senkrecht auf jedes Quadratzentimeter des Blattes drücken. Diese doppelte Ungeheuerlichkeit zeigt zur Genüge, daß von „blatteigenen" Strömungen im Blattinnern keine Rede sein kann.

Daß Diffusion dagegen sehr wohl die gefundene Wasserdampfmenge durch die betrachteten Spalten leiten kann, ergibt folgende Berechnung nach der bekannten Diffusionsformel (unter Vernachlässigung aller Widerstände innerhalb und außerhalb der Spalte [vgl. S. 54]):

$$v = \frac{D\,C\,F\,z}{h} = \frac{0{,}28 \cdot 7{,}5 \cdot 0{,}1036 \cdot 60}{10^6 \cdot 0{,}0014} = 0{,}00933 \text{ g/Min} = \mathbf{9{,}33\ mg/Min.}$$

Dieser Wert ist mehr als 7mal so groß als der beobachtete Wert, so daß sich hier keinerlei Schwierigkeiten bieten.

Windeinfluß. Nach einer Näherungsformel (z. B. Log. Tafel von GAUSS, S. 171) gilt für den Winddruck p in kg/qm bei einer Geschwindigkeit v in m/sek: $p = v^2/4$ kg/qm $= v^2/40$ g/qcm.

Geschwindigkeit m/sek	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Druck g/qcm	0,025	0,1	0,225	0,4	0,625	0,9	1,225	1,6	2,02	2,5

Wie man aus dieser Zusammenstellung durch Vergleich mit dem vorhin berechneten Wert p = 0,412 g/qcm erkennt, sind selbst durch kleinere Windgeschwindigkeiten Durchströmungen des Blattes möglich, deren Wirkung die Größenordnung der Diffusionstranspiration bald erreicht (hier beginnt bei etwa 4 m/sek eine Förderung). Wenn der Windeinfluß bei Versuchen doch nicht so stark hervortritt, rührt das davon her, daß nur *Druckdifferenzen* wirksam sind, daß das Blatt *ausweicht*, daß Windstöße, die mit kleinerer als doppelter Diffusionsgeschwindigkeit eintreten, kaum fördernd wirken (da sie soviel hemmen wie fördern), aber auch daher, daß die geringe Luftwegigkeit der Interzellularen oft hemmend eingreift. GRADMANN (1923) hat sicher recht, wenn er auf die Möglichkeit der Windschutzfunktion der Spaltöffnungseinrichtungen hinweist. Diese Betrachtungen für das Blattinnere ändern aber natürlich nichts daran, daß der Wind doch den in der Dampfhaube gelegenen Außenwiderstand herabsetzt.

Aus der durchgeführten Betrachtung folgt: 1. Die Wärme- und Wasserdampf-*Auftriebsströmungen dringen nicht ins Blattinnere ein.* 2. Im *Blattinnern* herrscht bei fehlendem Wind praktisch nur *reine Diffusion.* 3. *Wind dringt relativ leicht in Spalten ein,* wirkt aber erst bei größeren Stärken im Innern selbst verdunstungfördernd.

Nachdem festgestellt ist, daß schwache Windströmungen, auch wenn sie ins Blatt eindringen, kaum verdunstungsfördernd wirken, können Windversuche zu einem ersten Hinweis über die Lokalisation der Stomawiderstände herangezogen werden. Seybold (1930) ist auf Grund seiner Versuche zu dem Ergebnis gekommen, daß mindestens xeromorphe Systeme im Wind keine wesentliche Verdunstungssteigerung erfahren. Daraus mußte man schließen, daß die gemessenen Blattwiderstände fast ausschließlich Innenwiderstände sind. Wie wenig selbstverständlich ein solcher Schluß ist, geht aus der Behandlung des Kutikularwiderstandes hervor.

Zu ganz entgegengesetztem Ergebnis kommt neuerdings Firbas (1931, S. 447): „Wir müssen aus den angeführten Versuchen den Schluß ableiten, daß die Förderung der Transpiration ausgewachsener Blätter von *Syringa* im Winde *fast ausschließlich auf die Förderung ihrer stomatären Komponente zurückzuführen ist.*" Die von Firbas an der Versuchsanstellung Seybolds geübte Kritik besteht bis auf wenige durch vorliegende Untersuchung erhellte Punkte zu Recht; ich hatte sie auf Grund ähnlicher Versuche ähnlich gefaßt und kann sie deshalb mit einem Hinweis auf die Arbeit von Firbas übergehen. Ich füge hier nur einige Bemerkungen und Versuche an, die zur Erweiterung und Präzisierung dienen können. Der Vorwurf gegen die zu extremen Versuchsbedingungen Seybolds ist sicher nur sehr bedingt richtig und kann keinesfalls aus der von Firbas gegebenen Zusammenstellung gefolgert werden. Einerseits geben ja die Infiltrationsproben keine Gewähr für gleiche Spaltenweite, andererseits sind die Versuche in der Sonne unter so sehr veränderten und durch den Wind veränderlichen Bedingungen angestellt, daß Firbas selbst nicht an die Beweiskraft dieses Teils der Versuchsreihe glaubt. Meiner Ansicht nach hat die Abkühlung durch Wind wirklich die Hauptschuld an der negativ werdenden Windförderung. Der Anstieg im ersten Teil deutet aber auf die Erscheinung hin, die ich in meinen Verdunstungsversuchen immer wieder beobachten konnte: das Widerstandsmaximum mit der ihm koordinierten maximalen Windförderung, wie es klar z. B. aus Abb. 2 folgt. Der erste tiefere Wert von Firbas stammt sicher von Versuchen, die im Mittel (gleiche Stomawerte vorausgesetzt) bei etwas schwächerem diffusem Licht, niedrigerer Blatttemperatur und absteigenden Konvektionen ausgeführt wurden, während die Blatterwärmung durch Licht weiter rechts vom Maximum noch stark zugenommen und zu aufsteigenden Konvektionen geführt hat. Schwach sinkend könnte die Windförderung (bei gleicher Stomaweite!) allerdings

mit der Verdunstungssteigerung deshalb sein, weil bei stärkerer Verdunstung der Wärmegleichgewichtspunkt weiter nach links unten vom Maximum abrückt.

Wichtiger als diese durch meine Verdunstungsversuche qualitativ genügend geklärten Erscheinungen ist die Frage nach der Abhängigkeit der Verdunstungsförderung von der *Spaltenweite*. Es gibt drei Wege, darüber Aufschluß zu erhalten: 1. Der Welkversuch, wenn möglich mit Stomabeobachtung (sofern diese nicht zu einer unzulässigen Verletzung der Blattfläche führt). 2. Statistische Ermittlung der Mittelkurve für Ruhe und Wind bei einer genügenden Zahl von mehr oder weniger zufällig gewählten Blättern derselben Pflanzenart. 3. Zusammenstellung der Windförderungszahlen verschiedener Arten mit verschiedenen Spaltengrößen bei vergleichbaren Öffnungsweiten und Porenarealen.

Abb. 9 beschreitet den ersten möglichen Weg und zeigt zunächst in der Widerstandskurve für Ruhe R und für Wind W den quantitativen Zusammenhang mit dem zeitlichen Verlauf des Spaltenschlusses und des Welkens für *Ranunculus acer* (7. 5. 32. Mittlere Lufttemperatur etwa 19°, mittleres Sättigungsdefizit 6,7 mm Hg, b = 695 mm Hg, n = 1,23. Doppelte Blattfläche = 55,7 qcm. Versuchsdauer aus Abb. 9 ersichtlich). Aus derartigen Kurven läßt sich ohne weiteres durch Bildung des Quotienten Ruhewiderstand/Windwiderstand eine Kurve für die prozentuale Verdunstungsförderung durch Wind berechnen und z. B. in Abhängigkeit vom Ruhewiderstand aufzeichnen, wie es in Abb. 9 außer für *Ranunculus acer* für *Nerium Oleander* (14.7.31, 19,4°. R. F. 68%. n = 1,20. Doppelte Blattfläche 60,6 qcm. Versuchsdauer 3—5 Min.) und *Salvia pratensis* (13. 7. 31, 4°. Psychrometerdifferenz 4,8°. n = 1,20. Doppelte Blattfläche 84 qcm. Versuchsdauer 3—7 Min.) geschehen ist. Aus allen drei Kurven folgt, daß die Windförderung mit zunehmenden Widerstand gesetzmäßig abnimmt. Zudem beweist die *Nerium*-Kurve die Vermutung von Huber und Firbas, daß Seybold bei weitgehend geschlossenen Spalten untersucht hat, wenn man nach Seybolds Angaben (1929, S. 99) als kleinsten Ruhewiderstand 62 CGS, als größten 356 CGS findet.

Für unseren speziellen Zweck, die Untersuchung der Lokalisation des Widerstandes, folgt aber aus Abb. 9, daß bei kleinen Widerständen, also großen Spaltenweiten, mindestens $^2/_3$ des Widerstandes in der Dampfhaube liegen, da durch den Wind ja so viel „weggeblasen" wird. Bei kleiner werdenden Spalten hat man an die Erscheinung zu denken, die bei der Analyse des Kutikularwiderstandes hervorgehoben wurde, daß nämlich der Wind die immer dünner werdende Ausbreitungsschicht immer weniger angreifen kann. Diese Auffassung steht in voller Übereinstimmung mit den physikalischen Darlegungen von Jeffreys (1918, S. 274), wonach bei gleichen Wind- und Austauschverhältnissen und abnehmendem Porenradius der Vorgang der stetigen Diffusion immer weniger gestört wird.

Damit gewinnt die Vermutung Gestalt, daß auch der Stomawiderstand zur Hauptsache ein Außenwiderstand ist. Es sollen zunächst ein physiologisch-physikalischer, nachher ein physiologischer Befund angeführt werden, die ganz dafür sprechen. Um in die Zusammenhänge zwischen Stomagröße und Widerstand einzudringen, gibt es kein anderes Mittel als dasjenige der Messung beider Größen. Starke individuelle Abweichungen in der Blattgröße, der Stomazahl, dem Sättigungsdefizit, der Zerschlitzung und dem Alter der Blätter machen überdies

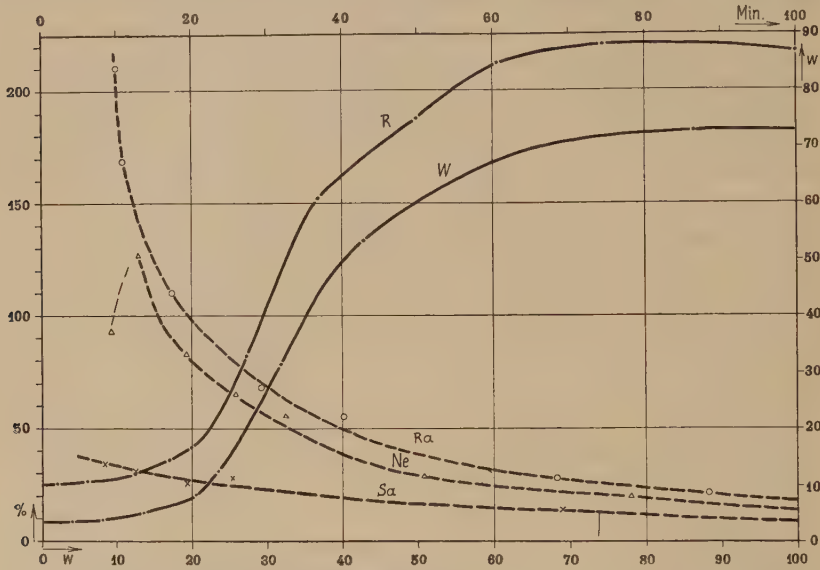

Abb. 9. Zeitlicher Verlauf der Welkwiderstandskurven von *Ranunculus acer* bei Ruhe R und bei Pappdeckelwind W (Koordinatenmaßstab oben und rechts). Abhängigkeit der prozentualen Transpirationsförderung durch Wind vom Ruhewiderstand für *Ranunculus acer* Ra, *Nerium Oleander* Ne, *Salvia pratensis* Sa (Koordinatenmaßstab unten und links).

eine Messung an möglichst zahlreichen Blättern notwendig, so daß solche Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit nicht weitgehend ausgeführt werden konnten. *Ranunculus acer* erwies sich als recht brauchbar. In 22 Versuchen konnten die in Tabelle 16 mitgeteilten Resultate ermittelt werden (Mitte Oktober 1931). Im Freien (einige Meter vom Laboratorium) wurden am intakten Blatt 2—3 kleine Epidermisfetzchen zur Spaltenuntersuchung nach Lloyd in absoluten Alkohol gebracht, das Blatt abgeschnitten und sogleich im Laboratorium auf der Waage befestigt, dann fortlaufend einige Verdunstungsversuche von 1—4 Min. Dauer ausgeführt, so daß die anfängliche Transpirationsstärke recht sicher ermittelt werden konnte. Mit Hilfe der vor und nach dem Versuch gemessenen Lufttemperatur (15—20°) und Luftfeuchtigkeit (Psychrometerdifferenz 6—8°) konnten die Widerstände ermittelt werden. Nach

dem Versuch wurden die Blätter jeweils in feuchter Kammer in Wasser eingestellt zur Bestimmung ihres auf das Sättigungsgewicht bezogenen Sättigungsdefizits SD bei Versuchsbeginn (Nachwägung 1 Tag später). Nach dem Transpirationsversuch wurden von den 2—3 Epidermisstücken 20 beliebig gewählte Stomata mit dem Zeichnungsapparat herausgezeichnet (1 mm entsprechend 0,88 μ, bei etwa 38 μ Spaltenlänge) und später planimetriert. Nach dem Zeichnen wurden bei schwächerer Vergrößerung Spaltenzählungen vorgenommen. Die Größe der Einzelspalte in μ^2 ist in der vierten Kolonne der Tabelle 16 wiedergegeben (f). Die Größe der planimetrisch gemessenen Blätter F in Quadratzentimetern (beide Seiten) ist aus der zweiten Kolonne der Tabelle ersichtlich.

Tabelle 16. Untersuchung über die Lokalisation der Stomawiderstände bei *Ranunculus acer*.
Erklärungen im Text.

Nr.	F qcm	SD	f_{μ^2}	w	1/w	$\frac{1}{w-0{,}022}$	w_s $\frac{1}{2}$ qcm	w_s	SpZ qmm	Sp. fl. qmm auf 1 qcm	w_c	w'
1	65	3	193,0	6,80	0,149	0,127	7,88	3,94	65	1,30	0,43	3,51
2	65	9	165,0	7,41	0,135	0,113	8,86	4,43	65	1,07	0,52	3,91
3	65	16	162,0	8,33	0,120	0,098	10,2	5,10	65	1,05	0,53	4,57
4	57	8	118,0	8,83	0,113	0,091	11,0	5,5	80	0,94	0,59	4,9
5	65	23	101,0	10,68	0,094	0,072	13,9	6,95	65	0,66	0,85	6,1
6	44	18	94,0	8,00	0,125	0,103	9,70	4,85	58	0,55	1,03	3,82
7	25	6	90,0	8,39	0,119	0,097	10,3	5,15	92	0,83	0,68	4,47
8	58	4	81,0	10,52	0,095	0,073	13,7	6,85	66	0,53	1,05	5,7
9	49	3	76,0	11,18	0,090	0,068	14,8	7,9	84	0,64	0,9	7,0
10	41	8	66,5	10,40	0,096	0,074	13,5	6,75	82	0,55	1,0	5,7
11	72	19	65,5	9,98	0,100	0,078	12,8	6,4	120	0,79	0,7	5,7
12	86	6	65,5	11,40	0,088	0,066	16,8	8,4	150	0,98	0,6	7,8
13	53	10	55,0	9,32	0,107	0,085	11,8	5,9	122	0,67	1,2	4,7
14	91	5	50,0	16,7	0,060	0,038	26,4	13,2	99	0,49	1,1	12,1
15	32	15	46,0	12,4	0,081	0,059	17,0	8,5	130	0,60	0,9	7,6
16	65	29	35,5	14,3	0,070	0,048	20,8	10,4	65	0,23	2,4	8,0
17	72	5	35,0	12,5	0,080	0,058	17,2	8,6	109	0,38	1,5	6,1
18	91	8	19,2	20,0	0,050	0,028	35,8	17,9	99	0,19	3,0	14,9
19	65	34	16,8	19,6	0,051	0,029	34,5	17,2	65	0,11	5,2	12,0
20	44	28	12,0	22,3	0,045	0,023	43,4	21,7	58	0,070	8,0	13,7
21	65	36	10,0	26,9	0,037	0,015	65,8	32,9	65	0,065	8,6	24,3
22	27	25	9,8	21,3	0,047	0,025	40,0	20,0	88	0,086	6,5	13,5

Es geht selbstverständlich nicht an, die gemessenen Spaltenareale f direkt mit den Widerständen w zu vergleichen, da doch immerhin außer Zweifel steht, daß der unendlich große Widerstand ganz geschlossener Spalten als Widerstand des Spaltenkanals aufgefaßt werden muß, und daß dieser Widerstand mit dem Spaltenareal variiert. Auch sind die w-Werte als Wirkung der Kutikula- und Stomatranspiration aufzufassen. Deshalb ist vom Leitfähigkeitswert 1/w des ganzen Blattes zunächst die aus anderen Versuchen bekannte kutikuläre Leitfähigkeit (0,022

entsprechend einem Kutikularwiderstand von etwa 45 CGS) abgezogen worden. Dieses Verfahren mag in erster Annäherung genügen; eigentlich müßten bei starker stomatärer Transpiration etwas kleinere kutikuläre Leitfähigkeitswerte eingesetzt werden; der Fehler ist aber infolge der großen stomatären Leitfähigkeitswerte gering. Da nur die Unterseite Stomata führt, ist der danach erhaltene Widerstandswert derjenige für $^1/_2$ qcm stomaführende Blattfläche, so daß der Spaltenwiderstand w_s der Unterseite (1 qcm) die Hälfte davon sein muß. Mit f und der Spaltenzahl/qmm (SpZ/qmm) läßt sich die Totalspaltenfläche Spfl. in Quadratmillimetern auf 1 qcm Blattunterseite berechnen und damit der Spaltenkanalwiderstand w_c angeben, wenn man berücksichtigt, daß die Spaltenlänge etwa 14 μ beträgt und eine Luftschicht von 1 qcm Grundfläche und 1 cm Höhe einen Diffusionswiderstand von etwa 4 CGS aufweist:

$$w_c = \frac{0{,}04 \cdot 14}{\text{Spfl in qmm}} = \frac{0{,}56}{\text{Spfl}}.$$

Nach Abzug des Kanalwiderstandes bleibt eine Widerstandsgröße w' übrig, die den Dampfhaubenwiderstand, den Interzellularraum- und den Interzellularmembranwiderstand einschließt. Daß der Interzellularraumwiderstand sehr klein ist, zeigen uns einfache Überschlagsrechnungen (Bruchteile des Spaltenkanalwiderstandes w_c bei stark geöffneten Spalten). Daß aber auch der Membranwiderstand klein ist, können wir auf Grund unserer Befunde über den Kutikularwiderstand nicht erwarten; aber wir dürfen mindestens in erster Annäherung annehmen, daß dieser Membranwiderstand unabhängig von der Öffnungsweite der Spalten $\pm$ konstant ist (bei nicht zu großen Blattsättigungsdefiziten!).

Setzen wir nun voraus, daß das Huberssche Störungsgesetz (S. 85) die Abhängigkeit der Verdunstung einer Porenplatte von der Porengröße und vom Porenareal formell annähernd richtig wiedergibt (woran ich selbst kaum ernstlich zweifle), so läßt sich ein Ausdruck für den Dampfhaubenwiderstand angeben für den Fall, daß die Verdunstungsflächen an der Austrittsstelle der Spalten wären. Eine kleine Umformung ergibt zunächst: $y = \frac{1}{1 - C + C/x} = \frac{W}{w}$, wo W den Widerstand der gleich großen, gleichgeformten Wasserfläche angibt und w den fraglichen Dampfhaubenwiderstand. Da das relative Porenareal $x = \frac{n \cdot f}{10^6}$ (n = Spaltenzahl/qmm; f = Spaltenfläche in μ^2), folgt für den Dampfhaubenwiderstand w:

$$w = W\left(1 - C + \frac{C \cdot 10^6}{n \cdot f}\right).$$

Wenn wir noch für w substituieren $(w' - w_m)$, also die Differenz unserer Widerstände der letzten Kolonne und des konstanten Membranwiderstandes w_m, so folgt (mit einem mittleren n von 85 Spalten/qmm) die Gleichung:

$$W\left(1 - C + \frac{C \cdot 10^4}{0{,}85 \cdot f}\right) + w_m - w' = 0\,.$$

Berücksichtigen wir nun, daß die HUBERsche Störungskonstante bei dem hier in Frage kommenden Porendurchmesser von etwa 8—14 μ nach HUBERs Messungen und unserer Diskussion auf S. 89/90 annähernd 0,0102 und fast unabhängig von der Porengröße ist, und bilden wir aus den ersten neun Wertepaaren P (f, w′) der Tabelle 16 eine einzige Gleichung, aus den zweiten neun Wertepaaren ebenfalls (durch Addition [die Werte unterhalb f = 30 sind wegen zu großer Unsicherheit weggelassen]), so erhält man nach Subtraktion dieser Gleichungen die Beziehung $W \cdot C = 0{,}0185$ und nach Einsetzen dieses Wertes: $W + w_m = 2{,}9$, schließlich mit $C = 0{,}0102$:

$$W = 1{,}8 \qquad w_m = 1{,}1\,.$$

Bei Vergleich mit Abb. 3 wird man den Wert 1,8 für das stark zerschlitzte Blatt (vom mittleren Radius v etwa 3 cm), das zudem senkrecht aufgehängt war, recht zuverlässig finden.

Als Mittel aus den untersuchten Blättern von *Ranunculus acer* gilt also näherungsweise:

Membran- und Interzellularraumwiderstand $w_m = 1{,}1$;

Spaltenkanalwiderstand $w_c = \frac{56}{0{,}85 \cdot f}$, $w_c = \frac{66}{f}$;

Dampfhaubenwiderstand $w_d = 1{,}8\left(1 + \frac{0{,}0102 \cdot 10^6}{85 \cdot f}\right)$,

$$w_d = 1{,}8\left(1 + \frac{120}{f}\right) = 1{,}8 + \frac{216}{f};$$

a) Widerstand der Ausbreitungsschicht $w_e = \frac{216}{f}$;

b) Widerstand der Dampfhaube s. st. $w_h = 1{,}8$;

Gesamtspaltenwiderstand

$$w_s = w_m + w_c + w_e + w_h = 1{,}1 + \frac{66}{f} + \frac{216}{f} + 1{,}8 = 2{,}9 + \frac{282}{f};$$

Kutikularwiderstand $w_k = 45$;

Blattwiderstand $w = \frac{1}{\frac{1}{2\,w_s} + \frac{1}{45}} = \frac{261\,f + 25\,400}{50{,}8\,f + 564} = 5{,}13\,\frac{f + 97{,}3}{f + 11{,}1}$;

Maximalwert des frischen Blattes $w = w_k = 45$ CGS;
Minimalwiderstand: theoretisch $w = 5{,}13$ $(f = \infty)$,
möglich $w = 6{,}10$ (wenn Spaltenumfang von 76 μ ein Kreis),
praktisch etwa $w = 7{,}0$
(individuelle Schwankungen und anderes Material ausgeschlossen!).

Man wird mit scheinbarem Recht diese Berechnungen als sehr unsicher hinstellen wegen der Verwendung der Störungskonstanten $C = 0{,}0102$, die von HUBER selbst für 10-μ-Poren in einem einzigen Versuch zu 0,00103 gefunden wurde. Gerade diese Berechnungen unterstützen aber die auf S. 89/90 gemachten Überlegungen. Der empirisch gefundene

Wert $W \cdot C = 0{,}0185$ müßte mit dem Wert $C = 0{,}00103$ einen Dampfhaubenwiderstand der gleich großen freien Wasserfläche von 18 CGS ergeben, was nach meinen Erfahrungen (Abb. 3) vollständig unmöglich ist. Nach den übrigen Messungen Hubers ist für die 10-μ-Poren kein höherer Wert als $C = 0{,}011$, nach den hier mitgeteilten Erfahrungen kein kleinerer als $C = 0{,}007$ zu erwarten. Die Wahl von $C = 0{,}0102$ geschah in stärkster Anlehnung an die übrigen Huberschen Werte. Es sei in Anlehnung an diese Berechnungen aufmerksam gemacht auf die Möglichkeit, die C-Werte des Huberschen Störungsgesetzes für kleinste Porengrößen aus sorgfältig durchgeführten Transpirationsuntersuchungen und sehr genauen Evaporationsversuchen für die verwendete Blattgröße und -form indirekt zu bestimmen. Die Konstanz der C-Werte, die hier in erster Annäherung noch vorausgesetzt wurde, muß durch eine einfache Funktion (z. B. $C = b \cdot f^a$, wo f das Areal einer Einzelpore in μ^2 bedeutet, a die Neigungstangente eines kürzeren C-Kurvenstückes im doppelt logarithmischen Maßsystem) ersetzt werden. Mangels genau vergleichbarer Evaporationsversuche konnte dieses Verfahren hier nicht vollständig durchgeführt werden. Immerhin ergab sich (ganz unabhängig von W) a zu etwa 0,13 für das Intervall von 6—16 μ (Durchmesser), was als Fortsetzung der Huberschen C-Kurve (exklusiv 10 μ) sehr gut stimmt.

Die hier zusammengestellten Ergebnisse haben in Abb. 10 eine übersichtliche graphische Darstellung gefunden. Die Kurven I, II, III und IV geben die Zusammensetzung des Spaltenwiderstandes w_s in Ruhe an. Kurve I bezeichnet den beim frischen Blatt konstanten Membran- und Interzellularraumwiderstand von 1,1 CGS. Kurve II ist die Summe dieses und der Spaltenkanalwiderstandes w_c. Kurve III gibt an, auf welchen Betrag die Widerstandssumme in der Ausbreitungsschicht ansteigt (blattnahe Lufthaut), während bei Kurve IV auch noch der Widerstand der eigentlichen (Groß-)Dampfhaube addiert ist. Man erkennt, daß der *Innenwiderstand* (Kurve II) im besten Fall etwa $^1/_3$ *des Spaltenwiderstandes* ausmacht. Kurve V nun gibt die umgerechneten Spaltenwiderstände zweier Windversuche (wovon einer in Abb. 9) wieder; die Einzelpunkte sind auf Grund der Ruhewiderstände den f-Werten zugeordnet worden. Die Darstellung zeigt handgreiflich, daß der *Wind bei kleinen Spaltweiten nicht die ganze Dampfhaube wegwischte, bei großen Spaltweiten aber scharf über das Blatt wegfegte*, ja vielleicht gelegentlich etwas in die Spalten eindrang.

Kurve VI stellt den Blattwiderstand nach der soeben entwickelten Formel $w = 5{,}13 \frac{f + 97{,}3}{f + 11{,}1}$ dar. Die durch Kreise markierten Punkte geben die empirischen Widerstandswerte w der fünften Kolonne der Tabelle 16 wieder. Große Streuung und dennoch gute Übereinstimmung sind unverkennbar. Der in der Zusammenstellung berechnete *Minimalwiderstand* soll nur ein Beispiel dafür sein, wie man methodisch und systematisch bei genauen Untersuchungen in Zukunft am besten vorgeht.

Nachdem die Größenordnung des *Interzellularmembranwiderstandes* für *Ranunculus acer* auf indirektem Weg bestimmt worden ist, soll noch kurz ein tastender Versuch der direkten Bestimmung damit verglichen werden. Auf einem frischen *Ranunculus acer*-Blatt wird rasch eine möglichst große Fläche der Unterseite der Epidermis beraubt. Ich präparierte so in 5 Min. eine Fläche von 2,73 qcm mit nur ganz wenigen leichten

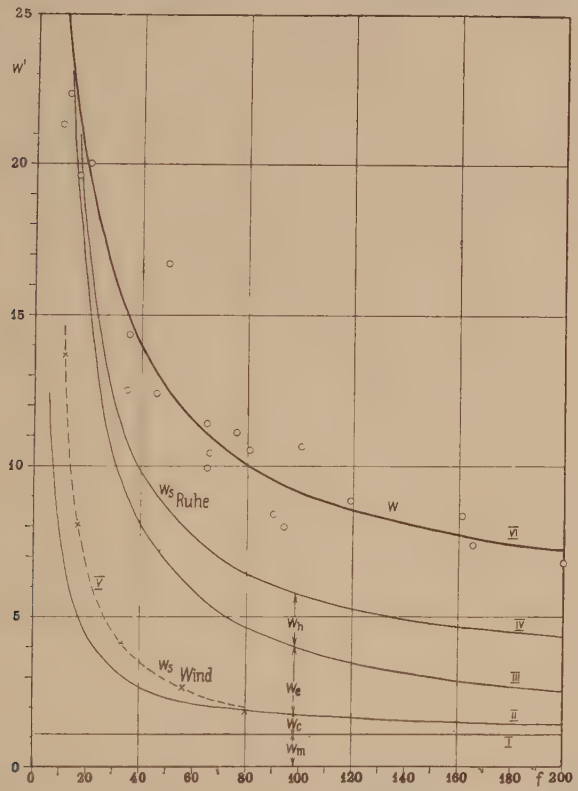

Abb. 10. Widerstandskomponenten eines Blattes von *Ranunculus acer* abhängig von der Öffnungsweite f (in μ^2) der Einzelspalte (Erklärung im Text).

Quetschungen. Dann wurde das Stück herausgeschnitten, mit Kakaobutter auf einen Objektträger geklebt und auf die Waage gebracht. Alle 3 Min. wurde das Gewicht bei für kurze Zeit geschlossener Waage abgelesen. Erst nach 30 Min. zeigte sich ein nennenswertes Absinken des Verdunstungsbetrages; das *incipient drying hatte erst bei 41% Gewichtsverlust eingesetzt.* (Ob es sich nicht vielleicht um Plasmolyse ohne eigentliche Austrocknung der Membran handelte?) In der ersten halben Stunde war die Verdunstung in 3 Min. 2,7 mg mit geringsten Schwankungen bei einer Lufttemperatur von 10,4° und einer relativen Feuchtigkeit von 62,5%

(Sättigungsdefizit und Konzentrationsgefälle also etwa 3,5 g/cbm). Während aller Versuche wurde mit einem Pappdeckel kräftig Wind zugefächelt, da es sich darum handelte, den Widerstand der Dampfhaube auszuschalten (soweit als möglich). Der Flächenwiderstand berechnet sich zu w = 0,77 CGS. Das ist natürlich in keiner Weise der spezifische Flächenwiderstand der Zellmembran im Blattinnern, da ja die eigentliche Wandoberfläche in Wirklichkeit mehrmals größer ist. Aber es ist doch in erster Annäherung der Widerstand von 1 qcm Mesophyll und damit dieselbe Größe, um die es sich bei der indirekten Bestimmung handelte. Verglichen mit dem dort gewonnenen Wert von w = 1,1 CGS können wir eine hervorragende Übereinstimmung der Größenordnung feststellen. Daß der direkt gewonnene Wert niedriger ausfallen würde, konnte man erwarten, da eine ganze Reihe von vorher nicht verdunstenden Berührungsstellen Epidermis-Schwammparenchym und zahlreiche ± tote Winkel nun frei verdunsten konnten, da einige Stellen doch leicht gequetscht waren, und da die Abdichtung der Oberseite die unterseitige Transpiration fördern konnte. Man kann freilich diese Punkte auch zur Kritik des erhaltenen Resultates beiziehen. Da der hier gewonnene Wert infolge der ungenügenden Wegblasung der Dampfhaube durch den Pappdeckelwind anderseits sicherlich auch noch zu groß ist (vgl. Abb. 3), scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß der wahre Wert doch etwas unter dem berechneten liegt. Weitere Versuche sind nötig!

Es wäre müßig, den Befund, daß bei *Ranunculus acer* nur ein geringer Teil des Stomawiderstandes im Blattinnern liegt, sehr zu verallgemeinern. Doch sprechen verschiedene experimentelle Befunde eher dafür. Eine flüchtige Betrachtung der Windförderungskurven der Abb. 9 scheint allerdings wahrscheinlich zu machen, daß die Verhältnisse bei Xeromorphen anders liegen könnten. Soweit der Innenwiderstand auf Stomakanalwiderständen beruht, kann ja schlechterdings nichts anderes als eine Vergrößerung erwartet werden bei Verlängerung des Kanals und Verkleinerung der Spalten. Aber die Verkleinerung der Spalten wird oft durch eine viel größere Spaltenzahl wettgemacht, so daß der Spaltenwiderstand auf 1 qcm Blattfläche annähernd gleich sein kann. Gerade diese Verkleinerung der Spalten führt aber zu einer Vergrößerung des Widerstandes der Ausbreitungsschicht oder doch zu einer Verdünnerung der Ausbreitungsschicht selbst, wodurch die Beeinflußbarkeit durch Wind abnimmt. So möchte ich vorläufig die gegenseitige Lage der Windförderungskurven der Abb. 9 erklären, da die ungefähre Spaltenlänge (großer Durchmesser) bei *Ranunculus acer* 38 μ, bei *Nerium* 18 μ, bei *Salvia pratensis* 9 μ beträgt. Wenn dabei *Nerium* so nah bei *Ranunculus* liegt, ist das wohl eine Folge der Durchblasung der Spaltöffnungsgruben. (Was sagt die Teleologie dazu?)

Gegen hohe innere Widerstände der Xerophyten sprechen auch die vielen Befunde starker und stärkster Transpiration, schließlich aber

auch bis zu einem gewissen Grade das von SEYBOLD (1929, 1930) besonders betonte Maximum-Minimum-Gesetz, wonach der Quotient Widerstandsmaximum/Widerstandsminimum mit dem Xeromorpherwerden eines Systems zunimmt (ähnliche Befunde auch bei MAXIMOV 1917, zit. in MAXIMOV 1929, S. 268). Soviel aus verschiedenen ökologischen Messungen hervorgeht, sind nämlich bei Xerophyten möglicherweise nicht nur die Maxima des Widerstandes höher, sondern auch die Minima tiefer. (Über Minima und Maxima vgl. S. 99/100.)

Wenn nun schon meine Überlegungen gegen eine starke Verlagerung des Transpirationswiderstandes bei Xerophyten ins Blattinnere sprechen, ist damit noch keineswegs gesagt, daß ihre Transpiration durch Wind so stark gefördert werden muß wie bei Mesophyten. (Kleinere Spalten bedingen geringere Angreifbarkeit der Ausbreitungsschicht durch Wind!) Ich bin im Gegenteil der Ansicht, daß SEYBOLDs Forderung der geringen Transpirationssteigerung durch Wind bei vielen Xerophyten in etwas eingeschränkter Form aufrecht erhalten werden kann; doch stehen vollgültige Beweise noch aus.

Gegen die in diesem Abschnitt dargelegten Anschauungen über den Spaltenwiderstand wird man den gewichtigen Einwand erheben, daß Windversuche mit Porenplatten im allgemeinen (auch meine eigenen, Abb. 3!) sehr geringe Verdunstungsförderung ergeben. Da steht Befund gegen Befund. Eine Möglichkeit zur Erklärung des Gegensatzes geht vielleicht aus meinen Versuchen der Abb. 3, besonders aus dem 125-μ-Porenversuch hervor. Die immer größer werdende Annäherung der Ruhe- und Windwiderstandskurven rechts vom Widerstandsmaximum beruht auf Absättigungserscheinungen, was ganz deutlich auch darin zum Ausdruck kommt, daß links und nach kleineren C hin die Differenz überall gewaltig zunimmt. Es ist deshalb als sicher anzunehmen, daß auch bei gleichem C und gleicher relativer Lage zum Maximum die geringere Verdunstungsstärke des Pflanzenblattes eine stärkere Erniedrigung des Windwiderstandes ermöglicht. Man muß sich bei der weiteren Untersuchung dieser Verhältnisse aber hüten, das pflanzliche Problem etwa durch Porenplattenversuche mit sehr konzentrierten Salzlösungen erledigen zu wollen.

Nach Abschluß vorliegender Arbeit erschien die wertvolle Arbeit von STÅLFELT (1932) über „den stomatären Regulator in der pflanzlichen Transpiration". Zum Unterschied von meiner Untersuchung an *Ranunculus acer* führte STÅLFELT bei *Betula pubescens* die Stomamessung an gleichzeitig neben der Waage befindlichen Blättern aus. Die Fehler infolge eines nicht genau synchronen Verlaufs der Schließreaktion und diejenigen infolge von individuellen Bauverschiedenheiten (z. B. Stomazahl/qmm) führten zu einer ähnlichen Streuung der Werte wie bei meiner Einzelmessungsmethode, wie ein Vergleich der STÅLFELTschen Abb. 12, S. 57, mit meiner Abb. 10 erkennen läßt. Recht wertvoll ist der vollgültige

Nachweis des starken regulatorischen Einflusses der Stomata. Die Erklärung für den Befund geringer Regulationsfähigkeit durch frühere Autoren ist aber abzulehnen. Stålfelt will mit seiner Abb. 14, S. 60, nachweisen, daß der regulatorische Einfluß der Stomata bei kleiner Evaporation nur schwer festzustellen sei; die Kurve verlaufe ganz flach, während sie bei größerer Evaporation sehr schön gekrümmt nach 0 abfalle. Man braucht in Abb. 14 nur die Transpirationswerte für die Evaporation 1000 mg/Stunde, 25 qcm auf $^1/_{10}$ zu reduzieren, so erhält man eine genau so flache Kurve wie beim zehnten Teil der Evaporation, bei 100 mg/Stunde, 25 qcm. (Der Umstand, daß die auf $^1/_{10}$ reduzierte 1000 mg-Kurve eine Spur höher parallel verläuft, ist wohl auf stärkere Konvektionen bei extremeren Verdunstungsbedingungen zurückzuführen. Vgl. auch mein Versuchsergebnis 3, S. 68.) Umgekehrt kann man durch einen richtig gewählten Ordinatenmaßstab die unterste Kurve der Abb. 14 mit der obersten fast genau zur Deckung bringen. Daraus folgt mit aller Schärfe, daß bei *Betula pubescens der regulatorische Einfluß der Stomata bei jeder beliebigen Evaporationsgröße gleich gut nachweisbar ist.* Es sei hier immerhin bemerkt, daß bei der von Stålfelt angewandten Welkmethode die Raschheit des Spaltenschlusses und damit die Genauigkeit der Stomamessung sowie der Transpirationsbetrag und damit die Wägegenauigkeit von der Größe der Evaporation abhängig sind.

Der Befund Stålfelts, Tabelle 4, S. 45, daß die Interzellularwände selbst bei recht großen Wasserdefiziten (bis 39%) kein incipient drying erkennen lassen, wird durch meinen direkten Nachweis, daß bei *Ranunculus acer* ein solches erst bei 41% Wasserdefizit eintritt, bestätigt.

Die S. 99 aufgestellten Formeln für *Ranunculus* lassen auch für dieses Objekt die Bedeutung der kleinsten Spaltweiten erkennen und sogar berechnen. Die sehr großen Spalten, die allerdings nur selten eine maximale Breite von 15 μ aufweisen können, erhöhen durch Schließen auf 1 μ den Widerstand eines Blattes noch nicht auf das 3fache und gestatten immer noch einen mehr als doppelt so großen Wasserverlust eines Blattes wie bei vollem Spaltenschluß. Folgende kleine Übersicht gibt näheren Aufschluß (Gültigkeit der Ellipsenformel für Spaltöffnungen bei konstanter Spaltenlänge vorausgesetzt!):

Breite der Spalte μ	15	10	5	1	0,5	0,1	0
Spaltenwiderstand der Unterseite .	3,21	3,84	4,79	12,3	21,8	97,3	∞
Total-Blattwiderstand	6,11	6,57	7,9	16,0	22,2	36,7	45

Vergleicht man die Widerstandssteigerung von 15 μ auf 5 μ, so kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß die Autoren, die eine geringe Regulationsfähigkeit des Spaltenapparates feststellten, sehr richtig beobachtet hatten, vorausgesetzt, daß sie nur größere Spaltweiten berücksichtigten. Die Übertragung dieser Beobachtung auf alle Spaltweiten

und die Nichtberücksichtigung der Tatsache, daß große Spaltweiten bei schlechter Wasserversorgung überhaupt nicht auftreten, führte zu einer Ablehnung des regulatorischen Einflusses der Spalten, die auf die Länge jedenfalls nicht aufrechterhalten werden kann.

Stålfelt hat in sehr verdienstlicher Weise seine Ergebnisse an *Betula* in die physikalischen Befunde anderer Autoren an Porenplatten einzupassen versucht. Er hat insbesondere seine Transpirationskurve (relative Transpiration!) für verschiedene Porenareale in die Huberschen (1930) Kurven für 1,13 mm und 50 μ Durchmesser eingetragen und festgestellt, daß der linke Teil der *Betula*-Kurve zu hoch, der rechte zu tief liege und zudem rasch einem Grenzwert zustrebe, der weit unter dem von Huber geforderten Wert von 1,0 liege. Aus diesem experimentellen Befund will Stålfelt auf eine Lücke in der Physik der Porenplattenverdunstung schließen, versucht auch mit scheinbar bestem Erfolg, diese Lücke durch eine Hilfshypothese auszufüllen. Ohne auf Einzelheiten einzutreten, möchte ich folgende näherliegende Deutung bevorzugen: 1. Die Stålfeltsche Kurve darf keinesfalls so einfach in die Huberschen Kurven hineingezeichnet werden, da die Stålfeltsche nicht für eine bestimmte Porengröße gilt, sondern nach links hin für *abnehmende Porengrößen*, was Stålfelt auf S. 68 selbst feststellt. Wird sie trotzdem hineingezeichnet, so muß die Kurve im Vergleich mit den Huberschen *links zu hoch*, *rechts zu tief* liegen; denn die einzelnen Stålfeltschen Punkte liegen auf verschiedenen Huberschen Kurven, nach links hin auf höheren, nach rechts auf tieferen. 2. Damit ist noch nicht geklärt, warum die Spaltenkurve beim relativen Porenareal von 2,2% entsprechend 10 μ Porenbreite und wohl etwa 17 μ mittleren Porendurchmesser auf der Huberschen Kurve von 50 μ liegt. Das kommt einfach daher, daß die Verdunstung der Spalten mit einem *inneren Stomawiderstand* arbeitet und deshalb gegenüber freien Wasserflächen *geringere Werte ergeben muß*. Auch diesen Unterschied hat Stålfelt S. 68 festgestellt, aber nicht ausgewertet. 3. Ist eine bestimmte Porenlänge vorhanden, so können weder Porenplatten noch Blätter dem Grenzwert 1,0 zustreben, was Huber aber, mindestens in einem Fall, berücksichtigt hat. Den Befund von Sierp und Seybold (1929), auf den sich Stålfelt stark stützt, hat Huber (1930) richtiggestellt.

d) Folgerungen.

Die Widerstandsformel. Gerade die einleitenden Kurven der Abb. 8 werden manche Zweifel gegen die Brauchbarkeit der hier verwendeten Widerstandsformel erwecken. Welcher der vielen Widerstandswerte, die mit jedem C wieder anders sind, ist denn der Widerstand des Blattes? Eine solche Frage zeigt nur, daß wir von einer Widerstandsformel auch die Reduktion der Konvektions- und Windverhältnisse verlangen. Darauf kann deshalb nur geantwortet werden: Wir verstehen es heute noch

nicht, diese Strömungen zu messen, geschweige denn sie rechnerisch auf Einheitsbedingungen zu reduzieren. Immerhin darf man nicht vergessen, daß bei Laboratoriumsbedingungen der Widerstand meist (sofern nicht starke künstliche Lichtquellen verwendet werden) in der Nähe des Widerstandsmaximums liegt; leider ist er aber gerade hier für Temperaturschwankungen sehr empfindlich. Wer aus diesen Gründen die Widerstandsformel ablehnen möchte, bedenke doch zuerst, daß die Transpirationsstromstärken unter genau denselben Übelständen leiden, dazu aber noch den Übelstand variabler Konzentrationsdifferenz mitschleppen. Dieser Übelstand besteht bei den Transpirationsstromstärken nur dann nicht, wenn Werte verglichen werden, die bei einigermaßen gleichen Konzentrationsdifferenzen gewonnen wurden; dann sind Widerstände und Transpirationsstärken methodisch gleichwertig, sonst aber niemals. Unter dem einseitigen Eindruck dieser Möglichkeit hat Schratz (1931, S. 256) eine ablehnende Haltung gegen die Widerstandsformel eingenommen.

Man könnte bei oberflächlicher Betrachtung meiner Widerstandskurven und bei unrichtiger Übertragung des Huberschen Störungsgesetzes auf die Transpiration vielleicht noch auf den Gedanken verfallen, die relative Transpiration wieder aufleben zu lassen. Ohne die vielen so berechtigten Einwände Seybolds und anderer Forscher zu wiederholen, verweise ich nur auf folgende Punkte: a) Die Berechnungen über die Widerstände des *Ranunculus*-Blattes zeigen, daß ein Blatt eine ganz anders strukturierte Dampfhaube besitzt als eine freie Wasserfläche, und zeigen dadurch, daß ein Blatt auf Wind und Konvektionsströmungen unmöglich gleich reagieren kann wie die Wasserfläche. b) Nicht nur auf Windströmungen, auch auf Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen reagiert ein Blatt selten genau so wie ein beliebiges Evaporimeter; gerade dadurch kommen aber starke Widerstandsschwankungen zustande, die die Bildung eines Quotienten als gefährlich erscheinen lassen. c) Abschreckende Beweise für diese Bemerkungen finden sich in Abb. 23, die erst später besprochen werden soll. d) Dessen ungeachtet halte ich in ganz bestimmten Fällen die relative Verdunstung bei äußerst kritischer Versuchsdurchführung und Versuchsauswertung für ein Mittel, das uns noch verschiedene Aufschlüsse geben kann (vgl. auch die Bemerkungen zu Abb. 23, S. 149).

Die Kobaltprobe. Es lag ursprünglich in meiner Absicht, die Kobaltprobe gründlich zu untersuchen und reichlich anzuwenden. Da aber die methodische Untersuchung heute noch nicht endgültig abgeschlossen werden kann und durch die Diskussion der Spaltenwiderstände in ein neues Licht gerückt worden ist, sollen nur einige Punkte gestreift werden.

Die Kobaltprobe ist möglicherweise dazu berufen, einmal ein wichtiges Hilfs- und Normierungsmittel bei ökologischen Widerstandsuntersuchungen darzustellen. Durch sie wird zweifellos jeder Windeinfluß

aufgehoben. Freilich kann der erhaltene Widerstandswert nicht ein gewöhnlicher Ruhewiderstand sein; denn durch das Auflegen wird mindestens die Dampfhaube im engeren Sinn (= Großdampfhaube) ausgeschaltet; deshalb müssen die Kobaltwerte eher mit Windwiderstandswerten vergleichbar sein. Aber es ist noch ganz unentschieden, ob und in welchem Maß die Ausbreitungsschicht (S. 89 und 95) abgetragen oder doch verändert wird. Die Bedeutung dieser Frage geht aus der Diskussion der Stomawiderstände hervor. Wenn man einmal darüber Bescheid weiß, kann die Kobaltprobe vielleicht ein vorzügliches Mittel abgeben zur Messung der eigentlichen Blattwiderstände. Sie verdient deshalb volle Aufmerksamkeit und die Weiterführung der von Leick (1928) begonnenen Untersuchungen ist sehr wünschenswert.

Die Beschäftigung mit der Widerstandsformel mußte in dieser Beziehung schon einen Schritt weiterführen, da sie die Kenntnis der Konzentrationsdifferenz Blatt-Papier verlangt. Etwas störend wirkt der Umstand, daß der Dampfdruck des Kobaltpapiers keine Konstante ist; man kann mit einiger Wahrscheinlichkeit nur das sagen, daß im ersten Anfang der Dampfdruck nahe gleich Null sein dürfte und sich nachher steigert bis zum Dampfdruck des Hexahydrats des Kobaltchlorids. Gewisse Resultate an Messungen über freien Wasserflächen lassen es allerdings auch als wahrscheinlich erscheinen, daß man besser als die Hälfte des Hexahydratdampfdrucks den ganzen Dampfdruck einsetzt, was sich daraus erklären würde, daß die Unterseite des Kobaltchlorürpapiers den Dampfdruck des Hexahydrats sehr rasch erreicht. Diese Überlegungen machen die Kenntnis des Dampfdrucks des Hexahydrats sehr wünschenswert. Herrn Prof. Dr. Ephraim in Bern verdanke ich die Mitteilung der einzigen bekanntgewordenen Messungen. Der Druck des Hexahydrats (p in mm Hg) beträgt bei der Temperatur t:

t	20,0°	23,0	25,0	30,0	35,0
p	5,4	6,4	7,2	10,2	14,9

Graphische Darstellung erlaubt Interpolationen und Extrapolationen ins Gebiet tieferer Temperaturen. Die Feststellung aber, daß die relative Dampfspannung des Kobaltchlorürs nahe gleich 31%, diejenige des Blattes nahe gleich 100% beträgt, macht eine leichte Berechnung des Dampfdruckunterschiedes Blatt/Papier möglich: er ist sehr nahe gleich 69% *des Sättigungsdruckes* bzw. der Sättigungskonzentration bei der Versuchstemperatur. Wenn wir nun noch durch sorgfältige Eichung des Kobaltpapiers die pro Quadratzentimeter zur Vollrötung notwendige Wassermenge bestimmen, so steht einer Widerstandsberechnung nach Kobaltpapiermessungen nichts mehr im Wege. Ich verwendete Papier mit der Konstanten a = 1 mg/qcm. Die Berechnung geschieht nach der Formel:

$$w = 0{,}06 \cdot n \frac{CzF}{v} = 0{,}06 \cdot n \frac{Cz}{a} = 0{,}06 \cdot 0{,}69 \cdot n \cdot \frac{Sz}{a} = \frac{0{,}0476}{a} \cdot n \cdot S \cdot z.$$

Darin hat S die Bedeutung der Sättigungskonzentration bei Versuchstemperatur; z, die Vollrötungsdauer, ist in Minuten einzusetzen; bei orientierenden Versuchen kann als Wert des Korrektionsgliedes n für Temperatur und Luftdruck der Mittelwert der Untersuchungsperiode eingesetzt werden, für meinen Fall etwa 1,2, so daß nach Ermittlung von a die Formel sehr leicht zu handhaben ist (in meinem Fall $0{,}057 \cdot S \cdot z = w$). Von überragender Wichtigkeit ist die bisher immer vernachlässigte Temperaturmessung. Am besten würde sie thermoelektrisch zwischen Blatt und Papier bestimmt; als Notbehelf kann gelten, daß man ein Quecksilberthermometer mit zylindrischem Gefäß am Schluß des Versuches zwischen Blatt und Papier langsam reibend und drehend bewegt (Vorsicht für Nichterwärmung durch die haltende Hand!). Bei Versuchen in diffusem Licht kann in grober Annäherung gelegentlich Lufttemperatur eingesetzt werden; trocknet man das Papier durch Erwärmung, entstehen aber bald Fehler.

Es soll nicht verschwiegen werden, daß diese einfache Darstellung leider nicht in allen Fällen ganz richtig ist. Der einzusetzende Dampfdruck scheint nämlich von der Rötungszeit selbst etwas abhängig zu sein in der Weise, daß starke Transpiration (kleine Rötungszeit) den Dampfdruckunterschied merklich verkleinert. Das würde bedeuten, daß der Diffusionswiderstand des Papiers sich unter extremen Bedingungen bemerkbar zu machen beginnt. Diese Beobachtung und die Unsicherheit in der Deutung machen weitere methodische Untersuchungen notwendig, bevor die Kobaltprobe als zuverlässiges Mittel zur Messung von Blattwiderständen ausgedehntere Verwendung finden kann. Meine Parallelmessungen mit der Waage und der Kobaltprobe sind entschieden vielversprechend.

Kritik der Apparate und Methoden von Seybold *und* Füsser (1931). Seybold und Füsser (1931) haben eine Absorptionsmethode der „differenzierten Transpirationsbestimmung" beschrieben, die die Kobaltchlorürmethode ersetzen soll, „da diese Methode nicht den Forderungen der Transpirationsanalyse auf physikalischer Grundlage entspricht" (S. 79). Ich muß in diesem Zusammenhang auf mehrere physikalische und methodische Schwächen der empfohlenen Methode aufmerksam machen.

Die verwendete Apparatur besteht aus zwei rechtwinklig gebogenen weiten Glasröhren von je 7,06 qcm Querschnittfläche. Die beiden Glasröhren werden durch eine Haltevorrichtung die eine gegen die Oberseite, die andere gegen die entsprechende Unterseite eines noch an der Pflanze befindlichen Blattes gepreßt. Die freien Röhrenenden sind luftdicht mit Wägegläschen verbunden, die konzentrierte Schwefelsäure enthalten. Dadurch soll im Abstand 11 cm vom Blatt die Dampfspannung Null aufrecht erhalten werden. Periodische (meist 2stündliche) Wägungen geben bestimmte Verdunstungswerte für beide Blattseiten. Die thermoelektrische Temperaturmessung des Blattes ermöglicht Widerstandsberechnungen. Einzelheiten müssen in der Originalarbeit nachgesehen werden.

Nach der heutigen Kenntnis des Transpirationsvorganges hat ein mehrstündiges Einschließen und Einklemmen eines Pflanzenteils so sicher Änderungen seines Wasseraustausches zur Folge, daß eine Übertragung der Meßergebnisse auf die ganze

Pflanze nie und nimmer erlaubt ist. Das Nichtlostrennen des Blattes von der Pflanze hat nur den Vorteil wenig gehemmter Wasserversorgung, kann aber wahrscheinlich ebensogut durch Einstellen in Wasser ersetzt werden. Das Verwerfen des ganzen ersten Zweistundenwertes zur Elimination der anfänglichen Luftfeuchtigkeit ist methodisch unangebracht.

Die Verfasser geben als Formel für den „Austausch" (= Verdunstung!) $V = \frac{k\,(p-p_1)\cdot t}{F^2}$; „$F^2$ ist die in Quadratzentimetern anzugebende Fläche, durch die der Austausch erfolgt" (S. 82). Diese Formel ist zweifellos falsch. Relativ nebensächlich ist es, daß die Fläche F im Zähler stehen muß und nicht im Nenner, da die Verfasser diesen Fehler bei der Anwendung der Formel nicht begehen. Folgenschwer ist aber, daß die Verfasser die Länge (Höhe) h des Diffusionsweges vernachlässigen. Die richtige Formel heißt nämlich (vgl. z. B. Kohlrausch 1923, S. 267):

$$V = \frac{k\,(C_1-C_2)\cdot t\cdot F}{h}.$$

In den Abb. 4 und 8 mußte der Maßstab für die „theoretische" Kurve zu 1 : 10 gewählt werden, um sie aufs Papier zu bringen, weil nicht durch die Länge 11 cm der Röhre dividiert worden war. Die ungeheuerlichen Korrektionsfaktoren werden folgendermaßen erklärt: „Es besteht die Möglichkeit, daß wir 1. bei der Berechnung der theoretischen Werte das Dampfdruckdefizit $p-p_1$ zu groß wählten, und 2., daß der Diffusionskoeffizient zu hoch angesetzt wurde" (S. 86). In Abb. 6 wird die Abhängigkeit der Transpiration und Absorption von der Röhrenlänge dargestellt und als „theoretischer" Wert wiederum eine horizontale Linie eingezeichnet!

Die gleiche Abb. 6 zeigt, gerade im Gebiet von 6—12 cm Röhrenlänge, daß die Absorption in 3 Stunden 11 mg beträgt, während doch gleichzeitig 32 mg verdunsteten. Aus Abb. 3 folgen relative Absorptionswerte der 1. Stunde von 0,85 und 0,68. Über solche alarmierende Erscheinungen darf nicht weggegangen werden.

An Hand der Gleichungen (S. 90) läßt sich durch eine Dimensionsbetrachtung leicht zeigen, daß die Korrektionsgröße K die Dimension einer Länge aufweist, eben weil sie den „verlorenen" Diffusionsweg einschließt. Interessanter ist aber die Tatsache, daß die Verfasser die so oft verpönte relative Transpiration bzw. den reziproken Wert davon, Evaporation/Transpiration, zur Definition des Widerstandes heranziehen. Denn in der Formel $w = \frac{k\,(p_{max}-p_0)\,t}{K\,A}$ bedeutet der Zähler nichts anderes als die theoretische Verdunstung der Flächeneinheit unter Vernachlässigung der Höhe h; sowohl diese Höhe als eigentliche Korrektionen werden durch K eingeführt, so daß der Ausdruck $\frac{k\,(p_{max}-p_0)\,t}{K}$ den ein für allemal empirisch ermittelten Absorptionswert für freie Wasserflächen als Verdunstungsflächen darstellt, also eine Art Evaporation. A dagegen ist der jeweils gefundene Absorptionswert für pflanzliche Objekte, also die „Transpiration". Daß w nichts als eine billige Verhältniszahl ist, folgt aus ihrer Dimensionslosigkeit.

Das wäre nun alles noch nicht so schlimm, wenn die Bezugsgröße, die Evaporation, einen konstanten Widerstand vertreten würde, und andererseits dieser Luftwiderstand bei der kleinen Transpirationsmenge A gleich wäre. Beides ist nach meinen Untersuchungen nicht der Fall. Rein diffusionstheoretisch sollte der Flächenwiderstand der verwendeten Glasröhre $w = h/k$, z. B. für einen bestimmten Fall 39,3 CGS betragen ($h = 11$ cm; $k = 0{,}28$). Aus den Angaben der beiden Verfasser ergeben sich aber folgende Werte ($n = 1$ gesetzt, da Temperatur und Luftdruckbedingungen unbekannt):

p (C) mm Hg	16	12	8	6	5	4	3	2
v mg/Std . .	12,2	7,3	4,21	2,96	2,38	1,93	1,55	1,265
w absolut . .	33,9	42,1	50,1	54,1	56,6	55,8	52,9	44,0

Schon aus dieser Tabelle erkennt man, daß der „Diffusionsvorgang" innerhalb der Röhre qualitativ dieselbe Maximumkurve ergibt, die ich im Abschnitt über den Verdunstungswiderstand behandelt habe. Auch entspricht die Lage des Maximums den auf S. 73/74 dargelegten Erwartungen, wenn man eine mittlere Wasserdampfkonzentration für die Umgebung wählt. Damit ist nachgewiesen, daß starke Konvektionen auch innerhalb der abgeschlossenen Röhre von 11 cm Länge und 3 cm Durchmesser möglich und sehr wirksam sind. Die beiden Kurven der Abb. 8 der Verfasser erklären sich gut als Modifikationen meiner auf Abb. 1 wiedergegebenen Kurven.

Diesen veränderlichen Röhrenwiderstand von 30—60 Widerstandseinheiten dürfen wir nun nicht nur nicht als Bezugsgröße wählen, sondern auch nicht als Summand bei den gemessenen Blattwiderständen belassen. Der nach der Formel $w = 0{,}06\ CzF/v$ berechnete Widerstand muß um den Röhrenwiderstand von 30 bis 60 Einheiten verkleinert werden, um den Wert zu liefern, den wir zu messen bestrebt sind. Ob der Röhrenwiderstand bei Blattversuchen dann gleich ist mit demjenigen der Wasserversuche, wenn der Konzentrationsgradient und damit die sekundlich transportierte Wassermenge gleich ist, und ob die mittlere Konzentration in der Röhre jeweils genügend genau angebbar ist, um entsprechende Korrektionen vorzunehmen, sind nicht leicht zu entscheidende, aber wichtige Fragen. Jedenfalls wird die Apparatur bei gut geöffneten Spalten für eine Widerstandsbestimmung ganz unbrauchbar, da dann die Blattwiderstände nur 1—10 CGS betragen, also innerhalb der Fehlergrenze des Röhrenwiderstandes liegen. Eine ähnliche Apparatur hat nur dann Aussicht auf Brauchbarkeit, wenn die Rohrlänge wesentlich verkürzt wird.

Über die Methode von Seybold (1931) („Eine Methode der differenzierten Transpirationsbestimmung in bewegter Luft") muß ähnlich geurteilt werden: Es ist ganz ausgeschlossen, daß der „Wind" von 0,8 m/Std (80 cm in der Stunde!) im Porometerzylinder den Dampfdruck Null in der Entfernung 1 cm vom Blatt aufrechtzuerhalten imstande ist, wie die bei den Berechnungen gemachten Voraussetzungen Seybolds es verlangen. Eine annähernde Korrektion, wie im vorhergehenden Fall, ist hier ganz ausgeschlossen.

Anmerkung: Nach beendeter Redaktion dieses Abschnitts erschien die Kritik Bachmanns (1932) an den Arbeiten Seybolds und Füssers (1931) und Seybolds (1931). Da sie mit der meinigen nur zum Teil übereinstimmt, erlaube ich mir einige Bemerkungen auch dazu.

Die angegebenen Berechnungen Bachmanns über die Diffusion in Röhren halte ich für richtig; sie vermeiden den Fehler der Nichtbeachtung der Röhrenlänge. Der Fehler liegt aber nicht dort, wo ihn Bachmann, in seiner Auffassung durch ein Zufallsresultat unterstützt, sieht; denn Seybold und Füsser rechneten nach der Massenformel, die ich auf S. 109 wiedergegeben und richtiggestellt habe, und die wohl von Brown und Escombe (1900) herübergenommen worden und z. B. bei Renner (1910, S. 462) abgedruckt ist (dort ist allerdings p durch C zu ersetzen, da sonst die Gleichung physikalisch unmöglich ist). Diese Formel folgt aus einer späteren Arbeit Stefans (1890), die als Quelle für die Darstellung im Handbuch der Physik von Müller-Pouillet (1930, S. 664, Bd. III/1) verwendet wurde.

Ohne auf diese Quellen zu greifen, läßt sich die Richtigkeit der genannten Massenformel aus folgender Ableitung ersehen: In Erweiterung der Bachmannschen Ausführungen ist die g-Masse M von V_0 Kubikzentimeter Wasserdampf bei t^0 und P mm Hg Luftdruck zu schreiben:

$$M = V_0 \cdot 0{,}000\,805 \cdot \frac{273}{273 + t} \cdot \frac{P}{760}.$$

Setzt man für V_0 den Wert der vereinfachten Stefanschen Formel für die Diffusion in Röhren (Stefan 1873) ein, nämlich:

$$V_0 = F\,z\,v_1 = \frac{k\,F\,z}{h} \cdot \frac{p_1 - p_2}{760}, \text{ so folgt:}$$

$$M = k\,\frac{F\,z}{h} \cdot \left[\frac{p_1 - p_2}{760} \cdot \frac{273}{273 + t} \cdot 0{,}000\,805\right].$$

Nun ist aber numerisch und qualitativ (Dimension!) der Klammerwert nichts anderes als die so oft verwendete Konzentrationsdifferenz $C_1 - C_2 = C$ (diese Beziehung besteht zwischen den Werten der absoluten Feuchtigkeit und des Dampfdruckes in den Psychrometertafeln). Deshalb ist die Formel theoretisch wohlbegründet:

$$M = k\,\frac{F\,z\,C}{h}.$$

Sie liefert für das berechnete Beispiel Bachmanns 11 mg/Std und ist mit dem Diffusionskoeffizienten von Brown und Escombe von $k_0 = 0{,}230$ für etwa 20° und etwa 740 mm Hg Luftdruck berechnet ($k = 0{,}272$). Bei Nichtausführung der Division durch $h = 11$ cm, ergibt sich der Wert 121 mg, jedoch für eine Stunde, so daß ein Vergleich mit dem Dreistundenwert Bachmanns nicht angeht.

Da der errechnete Stundenwert Bachmanns 9,3 mg, derjenige von Seybold und Füsser 11 mg ergibt, der empirische Stundenwert aber 15 mg beträgt, ist die ganze Betrachtung Bachmanns über die Temperatur an transpirierenden Oberflächen unnötig. Da durch sie aber die Richtigkeit meiner sämtlichen Verdunstungsversuche in Frage gestellt wird, soll ein Rechnungsgegenbeispiel die Grundlosigkeit der Befürchtungen Bachmanns aufzeigen. Nach Kohlrausch (1923, S. 215) ist das Wärmeleitvermögen des Wassers (bei Ausschluß jeder Konvektion!) $\lambda = 0{,}00132\ (1 + 0{,}003\ t)$; d. h., daß bei 20° durch 1 qcm sekundlich etwa 0,0014 cal hindurchgehen, wenn der Temperaturgradient 1 ist (1° auf 1 cm). Das Beispiel Bachmanns zeigt einen Wärmeverlust von 8,28 cal (wenn die Verdampfungswärme fälschlich zu 538 cal angenommen wird) in 3600 Sek. auf 7,06 qcm oder 0,000326 cal/sek · qcm. Nehmen wir an, Seybolds Thermoelement sei 1 mm unter der Oberfläche gewesen, habe dort 20° angezeigt und sei von der Temperatur der obersten Molekülschicht überhaupt nicht beeinflußt worden, so läßt sich leicht rechnen, welche Temperaturdifferenz zwischen ihm und der obersten Molekülschicht bestanden haben muß, damit die nötige Wärmemenge transportiert wird. Es ergibt sich der geringe Betrag von 0,023°. Wenn man bedenkt, daß meine Wasserschichthöhe meist 7 mm nicht überstieg, die Quecksilbertemperatur eine Mittel- und eine Mischungstemperatur war, so ergeben sich Differenzen von höchstens wenigen Zehntelgraden im Dampfdruckgebiet, das mich interessierte.

Was die Betrachtung des Transpirationswiderstandes betrifft, konnte ich bei Bachmann eine weitgehende Übereinstimmung mit meiner Auffassung feststellen. Ich ziehe aber die Anwendung der Massenformel vor und stimme einer Umrechnung in Zentimeter Luftschicht nicht zu, da damit die numerische Unsicherheit im Diffusionskoeffizienten in die Resultate hineingetragen wird, der Vergleich zu diffusionstheoretisch ist und den Austausch im Sinne von Turbulenz und Konvektion nicht berücksichtigt. Dieser letzte Punkt ist auch der Grund, warum die angegebene Umrechnung Bachmanns für die Resultate des Apparates von Seybold und Füsser nicht durchführbar ist (vgl. meine Bemerkungen S. 110 über die Berechnungsmöglichkeit!).

II. Das Wassergehaltsdefizit von Pflanzenteilen.

1. Methodisches.

Das Stockersche Verfahren zur Bestimmung des Wassergehaltsdefizits besteht darin, daß Pflanzenteile in feuchter Kammer so lange zur Aufsättigung in Wasser eingestellt werden, bis Gewichtskonstanz

eintritt. In seiner in mancher Beziehung vorbildlichen Arbeit bestreitet Vassiljev (1931) die Zulässigkeit dieser Methode, weshalb eine Besprechung seiner Beweisführung und die Mitteilung eigener methodischer Untersuchungen hier notwendig sind.

Allen derartigen Untersuchungen fehlt ganz naturgemäß ein Kriterium für die Richtigkeit der Resultate einer bestimmten Methode, weshalb die Methodologie nicht vorsichtig genug zu Werke gehen kann. Man gewinnt den Eindruck, daß Vassiljev viel zu stark seine eigene Methode als Prüfstein für die Stockersche verwendet. Wie könnte er sonst schreiben: „Bei Verwendung der Stockerschen Methode kann man der Wahrheit nahekommende Ergebnisse erreichen, ...", wo doch ein Wahrheitskriterium noch gar nicht vorhanden ist? Als Sättigungszustand bezeichnet Vassiljev den Zustand in den frühesten Morgenstunden. Er glaubt „ganz unrichtige Ergebnisse" zu erhalten, wenn z. B. *Salsola subaphylla* auf 100 g Trockensubstanz bei „voller Wassersättigung" (d. h. Morgenwert!) 309 g Wasser, nach Einstellen in Wasser über Nacht aber 404 g Wasser aufweist. Darf man einen Pflanzenteil wirklich als vollgesättigt bezeichnen, der in einer einzigen Nacht noch $^1/_3$ seines Eigengewichts an Wasser aufnimmt?

Von eigentlichen Argumenten finde ich nur drei. Das erste bezieht sich nicht auf den Hauptteil der Stockerschen Methode. Es sucht nur die Unbrauchbarkeit des bloßen Einhängens von Pflanzenteilen in eine feuchte Kammer nachzuweisen. Obwohl ich am Schluß des Abschnittes III zu ähnlichen Ergebnissen gelange, muß man die Versuche Vassiljevs als ungenügend bezeichnen, da er die „feuchte Kammer" nicht mit nassem Filtrierpapier ausgeschlagen hat. Daß eine zweite Bemerkung, daß nämlich zwei *Arthrophytum*-Arten nach der Stockerschen Methode verschiedene Defizite ergaben, als Gegenargument aufgefaßt werden soll, kann ich nicht glauben. Das einzige möglicherweise stichhaltige Argument besteht in der auch schon von Stocker gemachten Feststellung, daß noch am 2. und 3. Tage Gewichtszunahme erfolgt. Da aber kleine Zunahmen oder auch Abnahmen sehr verständlich sind (Temperaturschwankungen, Atmung, Wachstum), beweist eine qualitative Beobachtung durchaus nichts.

Gegen Vassiljevs Morgenwassergehaltsmethode kann man dagegen einwenden: 1. In der ganzen Arbeit Vassiljevs ist keine Psychrometerdifferenz unter 3,7° angegeben (4 Uhr morgens). Es ist ganz unwahrscheinlich, daß zu etwas früherer Morgenstunde die Luft gesättigt war. Deshalb ist es ebenso unwahrscheinlich, daß Pflanzen zu dieser Tageszeit je den Zustand der Vollsättigung erreichen konnten. *Vollsättigung* bedeutet *Saugkraft Null* und *Wasseraufnahme Null*, was bei fortwährender Transpiration doch nicht möglich ist, um so weniger, als Vassiljev zur Zeit der Probeentnahme mehrfach partiell geöffnete Spalten festgestellt hat. 2. Die Annahme, daß die bewässerte Pflanze der Tabelle 33

Vassiljevs kein Defizit zeigt, ist ungerechtfertigt, da sie ebenfalls offensteht und ihre Spalten nach Abb. 26 ja schon um 3 Uhr 50 Min. partiell geöffnet sind. 3. Nach Tabelle 34 sind die Morgenwassergehalte selbst an nahe beieinanderliegenden Tagen oft um mehrere Prozente verschieden. Wenn aber schon die Schwankung im Morgenwassergehalt etwa $^1/_3$ der Tagesamplitude betragen kann, ist es nicht gerechtfertigt, das ganze Morgendefizit als Null zu betrachten und zu vernachlässigen. Aus diesen Überlegungen heraus ziehe ich den doch gewiß recht begründeten Schluß, daß Vassiljevs *Morgenwassergehaltsmethode nur die Tagesamplitude* angibt.

Meine eigenen methodischen Untersuchungen beschäftigen sich mit der Geschwindigkeit der Sättigung. Von zehn Arten wurden je vier Blätter 5 Tage lang in kleinen geschlossenen Blechbüchsen in Wasser eingestellt beobachtet. Die erste Nachwägung erfolgte überall nach 4 Stunden, die zweite meist in der 16. Stunde, die dritte zwischen der 40. und 44. Stunde, die letzte zwischen der 115. und 123. Stunde (gelegentlich eine Nachwägung mehr). Von den vier Blättern jeder Art wurden immer zwei anwelken gelassen, um gleichzeitig die Abhängigkeit der Sättigungskurve vom Anfangsdefizit erkennen zu können. Die 10 Arten lieferten Kurven, die sich am besten in drei gleitend ineinander übergehende Gruppen einteilen lassen. In Abb. 11 sind die Kurven einer Art jeder Gruppe dargestellt. Alle Wassergehaltsdefizite WD in Prozent sind auf das Sättigungsgewicht jedes Blattes vom 5. Tage bezogen. Des fehlenden Raumes wegen sind die Kurven nur bis zum 3. Tage gezeichnet. Die Ergebnisse stammen von Anfang Juni 1931.

Gruppe A. Abb. 11 zeigt die Kurven für *Brachypodium silvaticum*. Charakteristisch für diese Gruppe ist eine so außerordentlich rasche Aufsättigung, daß nach 4 Stunden ein beträchtliches Defizit nicht mehr besteht. Nennenswerte Gewichtsveränderungen treten bis zum Absterben der Blätter überhaupt nicht mehr auf. Im allgemeinen scheint der 4-Stundenwert für hohe Anfangsdefizite ganz wenig unter demjenigen für kleinere Defizite zu liegen. Sehr übereinstimmend verhielten sich *Fagus silvatica*, *Rubus serpens* (Wald) und *Hedera Helix* (Wald).

Gruppe B. Als Beispiel ist *Fragaria vesca* wiedergegeben. Diese Mittelgruppe zeigt immer noch große Anfangsgeschwindigkeit der Aufsättigung. Vom 4-Stundenwert steigt aber das Gewicht noch beträchtlich bis zum Ende des ersten Tages, wo dann Werte erreicht sind, wie sie die Gruppe A schon nach 4 Stunden aufweist. Für hohe Anfangsdefizite liegt der 4-Stundenwert gleichhoch oder etwas höher als für niedrige. (Bei der einen zu tief verlaufenden Kurve von *Fragaria* muß es sich um eine individuelle Unregelmäßigkeit handeln, wie sie sonst bei keiner Art aufgetreten ist.) Zu dieser Gruppe scheint ungefähr die Hälfte der Arten zu gehören: *Taraxacum officinale*, *Bromus erectus*, *Prunus spinosa*, *Sedum album*.

Gruppe C. Von dieser extremen Gruppe ist mir glücklicherweise nur eine Art begegnet, *Salvia pratensis*. Sie zeigt außerordentlich langsame Gewichtszunahme, erreicht erst um den 4. Tag eine gewisse Gewichtskonstanz, und angewelkte Blätter sättigen sich viel rascher auf.

Mit Ausnahme der individuellen Abweichung bei *Fragaria* machen alle Kurven den Eindruck typischer Sättigungskurven im weiteren Sinn. Man ist deshalb versucht, eine Exponentialfunktion ähnlich derjenigen des Newtonschen Abkühlungsgesetzes dahinter zu vermuten. Setzt man dort an Stelle der Temperaturen Wassergehaltsdefizite, so findet man allerdings, daß die Kurven am Anfang zu steil aufsteigen, später zu flach

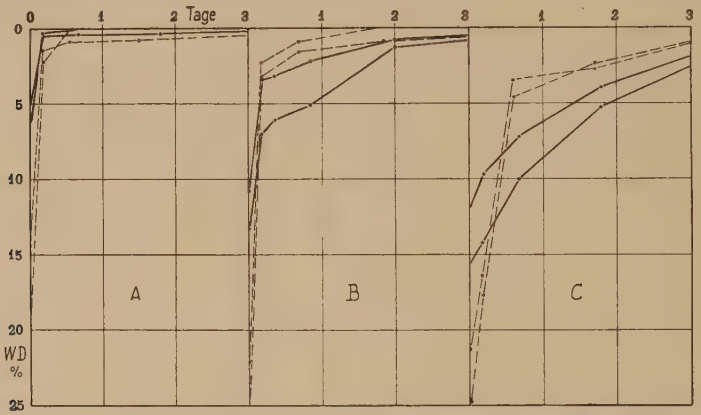

Abb. 11. Der zeitliche Sättigungsverlauf bei verschiedenen Wassergehaltsdefiziten und Arten. A *Brachypodium silvaticum*; B *Fragaria vesca*; C *Salvia pratensis*.

verlaufen. Das ist aber gar nicht verwunderlich und spricht insbesondere nicht gegen eine Absättigungskurve; denn die Absättigung wird ja nicht durch die Prozente Wassergehaltsdefizit, sondern durch die Saugkraft bewirkt, und diese ist ihr jedenfalls nicht einfach proportional zu setzen. Abb. 14 gibt den Zusammenhang von Blattwassergehalt und Saugkraft für *Bellis perennis* wieder (Beschreibung des Versuches S. 121). Danach nimmt die Saugkraft bei abnehmenden Defiziten zuerst nur wenig ab, so daß die Aufsättigung rasch fortschreitet; gegen den Sättigungspunkt zu sinkt sie jedoch schnell ab, wodurch sich die Aufsättigungsgeschwindigkeit rasch verkleinert. Dann ist aber auch daran zu denken, daß die Widerstände der Wasseraufnahme nicht für das ganze ausgedehnte Blatt dieselben sind, daß gerade der letzte Rest der Aufsättigung mit größeren Widerständen zu rechnen hat. Neben diesen Erklärungsmöglichkeiten müssen aber noch Verstopfungserscheinungen der Gefäße (Pilze, Bakterien), vielleicht in sehr weitgehendem Maße, berücksichtigt werden, wie sie z. B. von Ursprung (1907) beobachtet worden sind; dadurch würde die Aufsättigung vor Abschluß gehemmt. Ob die große Abweichung von *Salvia* so erklärt werden kann, ist mir zweifelhaft.

Ob die von Gruppe A nach C abnehmende Aufsättigungsgeschwindigkeit in einem kausalen Zusammenhang mit der hier vorhandenen Tendenz von Mesophyten zu Xerophyten steht, kann bei der geringen Artenzahl nicht sicher gefolgert werden. Durch eine besondere Stellung extremer Xerophyten würde sich vielleicht das große Mißtrauen Vassiljevs gegen die Stockersche Methode doch zum Teil rechtfertigen.

Eine Erscheinung, die einer einfachen typischen Sättigung widerspricht, ist die in der zweiten und dritten Gruppe festgestellte Beobachtung, daß größere Defizite in kürzerer Zeit aufgefüllt sind als kleine. Nach meiner Ansicht kann man darin nur die Wirkung vorübergehend veränderter Innenzustände beim Welken erkennen (Koagulationserscheinungen, Saugkrafterhöhung, Permeabilitätssteigerung?). Solche Erscheinungen können natürlich zu Differenzen gegenüber Wassergehaltsbestimmungen durch Austrocknen führen, falls die Aufsättigungszeit nicht genügend groß gewählt wird.

Nach meinen Untersuchungen halte ich die Stockersche Methode der Bestimmung des Wassergehaltsdefizits für die Mehrzahl meiner Versuchspflanzen für durchaus zuverlässig, sofern darauf geachtet wird, daß Wachstums- und Fäulniserscheinungen ausgeschlossen sind. Das eine wie das andere wird weitgehend vermieden durch möglichste Verkürzung der Sättigungsdauer. Ich halte die Dauer von einem Tag für genügend und unschädlich. Bei *Salvia pratensis* werden dadurch alle Defizite, besonders die kleinen, entschieden zu klein, weshalb eine Verlängerung auf 2—3 Tage hier wünschenswert ist. Schröder (1909, S. 104), der ähnliche Versuche ausführte, schreibt: „Bei fast allen Blättern war die Wasseraufnahme in weniger als 24 Stunden beendet."

2. Das Morgenwassergehaltsdefizit kausal betrachtet.

Welches sind die Hauptursachen des Morgenwassergehaltsdefizits? Zur Klärung dieser Frage wurden in den Monaten Juni und Juli 1931 einige Versuchsreihen durchgeführt, die hier kurz dargestellt sein mögen. Die in Frage kommenden Faktoren sind: Bodenwassergehalt bzw. Saugkraft und die Verdunstungsbedingungen der Luft.

Während eines Monats wurden alle 2—3 Tage Parallelmessungen der wichtigsten Faktoren vorgenommen. Um 6 Uhr 30 Min. wurden jeweils Blätter von zwei *Brometum*-Arten *(Bromus erectus, Salvia pratensis)* und von drei *Fagetum*-Arten *(Fagus silvatica* aus 2 m Höhe, *Fragaria vesca, Asperula odorata)* in einer kleinen, gut verschließbaren Büchse gesammelt, sogleich ins Laboratorium gebracht und gewogen und dann zur Aufsättigung in geschlossenen Büchsen in Wasser eingestellt (Nachwägung nach 2 Tagen). Zur Teit des Sammelns beschien die Sonne die Standorte dieser Arten noch nicht. Gleich vor- oder nachher wurden an beiden Standorten je zwei Bodenproben in kleine Blechbüchsen

gesammelt, die eine in etwa 15 cm Tiefe, die andere aus der Oberflächenschicht von 0—2 cm. 5—10 g Feinerde wurden in Blechgefäßen vorsichtig über der Spiritusflamme bis zur Gewichtskonstanz getrocknet (bei einiger Übung kann dieses Verfahren für den vorliegenden Zweck unbedenklich verwendet werden). Der Wassergehalt des Bodens wurde

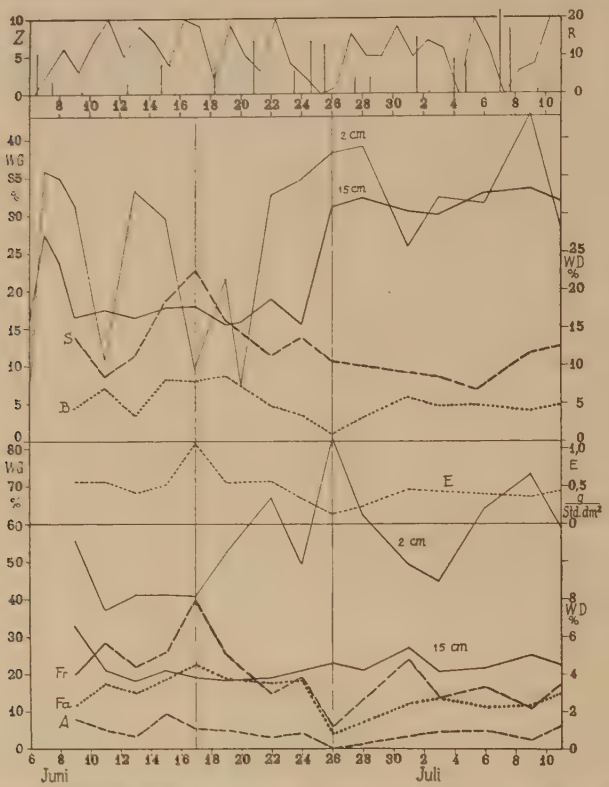

Abb. 12. Morgenwassergehaltsdefizite WD von *Salvia pratensis* S, *Bromus erectus* B (als Vertreter der *Brometum*-Arten), von *Fragaria vesca* Fr, *Fagus silvatica* Fa, *Asperula odorata* A (als Vertreter der *Fagetum*-Arten) mit Parallelmessungen des Bodenwassergehaltes WG in 15 cm Tiefe und an der Oberfläche (2 cm), der Evaporation E, der Sonnenscheindauer Z (in Zehnteln geschätzt), der Regenmenge R (in Millimeter). Obere Hälfte: *Brometum*-Bestand; untere Hälfte: *Fagetum*-Bestand. (Weitere Erklärungen im Text.)

überall auf das Trockengewicht bezogen. Zwischen 6 Uhr und 7 Uhr 30 Min. war am Standort meiner meteorologischen Station, etwa 50 m von diesen Standorten entfernt, eine Verdunstungsschale aufgestellt, die nach den Angaben Stockers (1928) bis zum Rande mit nassen Fließpapierscheiben aufgefüllt war (Durchmesser 9,6 cm). Der Gewichtsverlust wurde immer in g/qdm · Std. umgerechnet. Für diese orientierenden Untersuchungen schien mir das Evaporimeter und seine Aufstellung zu genügen.

In Abb. 12 sind die erhaltenen Werte in der oberen Hälfte für das *Brometum*, in der unteren für das *Fagetum* wiedergegeben. (Maßstab für die Bodenwassergehalte links, für die Blattwassergehaltsdefizite bezogen auf das Sättigungsgewicht rechts; über der oberen Hälfte ist mit Maßstab links die Sonnenscheindauer, nach einer Zehnerskala geschätzt, aufgetragen, mit Maßstab rechts die Regenmenge in Millimetern in senkrechten Geraden; die Evaporation ist über der unteren Hälfte mit Maßstab rechts aufgetragen.)

Schon auf den ersten Blick erkennt man eine enge Korrelation zwischen Evaporation und Wassergehaltsdefiziten der Blätter. Beinahe ebenso auffällig ist eine gewisse Reziprozität zwischen Bodenoberflächenwassergehalt und Wassergehaltsdefiziten. Sehr augenscheinlich werden diese Abhängigkeiten, wenn man die einzelnen Wassergehaltsdefizite einer Art als Abszissen und die zugeordneten Werte der Evaporation und des Bodenwassergehalts als Ordinaten herauszeichnet. Man erkennt dann auch deutlich, daß für die Bodenwassergehalte in 15 cm Tiefe eine ausgesprochene Tendenz nicht besteht.

Einigermaßen gesichert ist durch diese Zusammenstellung nur der Zusammenhang zwischen Wassergehaltsdefiziten und Evaporation. Da nämlich für den Bodenoberflächenwassergehalt eine enge Korrelation mit den Verdunstungsbedingungen der Luft wahrscheinlich ist, müssen aus rein logischen Beziehungen heraus Abhängigkeiten auch zwischen dem Wassergehaltsdefizit und dem Bodenoberflächenwassergehalt bestehen. Abb. 13 gibt in ihrer linken Hälfte eine Darstellung, die weitere Schlüsse gestattet.

Besteht eine feste und enge Korrelation zwischen dem Bodenoberflächenwassergehalt und der Evaporation, dagegen keine zwischen ihm und dem Wassergehaltsdefizit, so muß die in Abb. 13 gewählte Darstellungsweise eine einfache glatte Kurve ergeben oder aber, bei der unvermeidlichen Streuung der Werte, keine Einseitigkeit der Wassergehaltsdefizitwerte in senkrechter Richtung. Diese Einseitigkeit ist nun aber da, und zwar so ausgesprochen, daß man versucht ist, Linien gleichen Wassergehaltsdefizits einzutragen, wie es in Abb. 13 (links) für die Werte von *Fragaria* geschehen ist. Aus dieser Abbildung folgt zwingend: 1. Der Bodenoberflächenwassergehalt sinkt mit zunehmender Evaporation (beide natürlich durch den allgemeinen Witterungscharakter bestimmt, z. B. durch Regenmenge und Sonnenscheindauer), was aus der Streuungstendenz von links oben nach rechts unten hervorgeht. 2. Die Blattwassergehaltsdefizite steigen mit zunehmender Bodenoberflächentrockenheit, was man ohne weiteres erkennt, wenn man bei einem beliebigen Evaporationswert senkrecht von oben nach unten geht.

Es fragt sich nun allerdings noch, wie die Bodenoberflächentrockenheit wirkt, ob direkt auf die Wurzeln durch Hemmung der Wasseraufnahme oder auf die Blätter durch Förderung der Transpiration. Gerade

bei *Fragaria* ist beides möglich. Bei *Fagus* ist dagegen beides unwahrscheinlich; die Linien gleicher Wassergehaltsdefizite verlaufen denn auch fast senkrecht und zeigen dadurch Unabhängigkeit vom Bodenoberflächenwassergehalt an. Die Werte der zwei *Brometum*-Arten zeigen vorläufig noch zu große Streuung, als daß daraus bestimmte Schlüsse gezogen werden könnten. Immerhin kann man mit großer Wahrscheinlichkeit sagen, daß bei den vielen Regenfällen *Fragaria* nicht unter Bodentrockenheit litt, und daß deshalb der Einfluß der Abnahme der

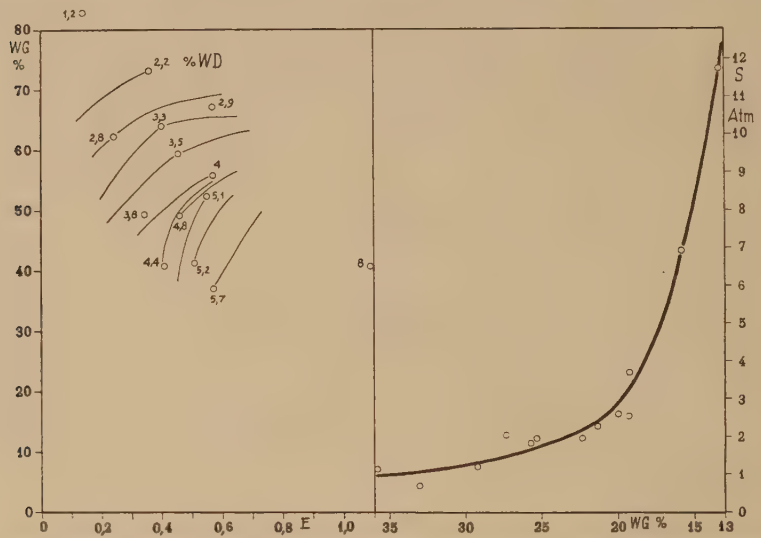

Abb. 13. Links: Abhängigkeit des Morgenwassergehaltsdefizits WD von *Fragaria vesca* von der Evaporation E und dem Bodenoberflächenwassergehalt WG. Rechts: Saugkraftkurve des untersuchten *Brometum*-Bodens in Abhängigkeit vom trockengewichtsbezogenen Wassergehalt WG.

Bodenoberflächenfeuchtigkeit hier in einer Transpirationssteigerung bestand. Man kann deshalb wohl ohne unzulässige Verallgemeinerung sagen: *Das Morgenwassergehaltsdefizit ist bei ausreichender Wurzelfeuchtigkeit vor allem eine Funktion der lokalen Verdunstungsbedingungen des untersuchten Pflanzenteils. Diese werden durch den Bodenoberflächenwassergehalt deutlich modifiziert.*

Warum keine deutliche Abhängigkeit der Wassergehaltsdefizite vom Bodenwassergehalt in 15 cm Tiefe gefunden werden konnte, erklärt sich für die *Fagetum*-Arten aus Abb. 12 (geringe Schwankungen), für die *Brometum*-Arten aus der rechten Hälfte der Abb. 13. Diese gibt den Zusammenhang des Bodenwassergehalts und der Saugkraft für den *Brometum*-Boden wieder. Man erkennt durch Vergleich mit Abb. 12, daß auch in der trockeneren Hälfte des Versuches (um Mitte Juni) die Bodensaugkräfte in Wurzeltiefe (15 cm) nie extrem hohe Werte

erreichten, die die nächtliche Wasserversorgung hätten hemmen können. Immerhin war das *Brometum* damals längere Zeit im kritischen Punkt seiner Wasserversorgung. Eine Untersuchung bei noch größerer Bodentrockenheit würde sicherlich auch deren Wirksamkeit hervortreten lassen.

Anhang: Bemerkung zur Bestimmung der Bodensaugkraft.

Die von mir ausprobierte gravimetrische Methode wurde für die mitgeteilten Bestimmungen im Juni 1931 verwendet, also noch vor Veröffentlichung der „gravimetrischen Methode der Saugkraftmessung an den Blättern" von Arcichovskij und Arcichovskaja (1931). Sie stimmt im wesentlichen mit der meinigen überein, weshalb ich nur kurz darauf eingehe.

Zwei Blechschachteln von 7,5 cm Durchmesser und 1,5 cm Höhe wurden mit aufgeschüttetem Boden derselben Probe zur Hälfte angefüllt (die Erde möglichst ausgeebnet). Drei kleine Blechbügelchen wurden hineingesteckt (bis zum Blechboden) als Unterstützungspunkte für ein in die Büchse passendes Blechstück, das an seiner Unterseite Fließpapier mit Zuckerwasser bestimmter Konzentration trug. Die Blechbügelchen gewährleisteten einen konstanten Abstand von etwa 0,5 cm; Ungleichheiten in beiden Schachteln wurden durch Wechseln der Konzentration im zweiten Versuch eliminiert. Jede Wägung wurde so ausgeführt, daß das Blech mit Fließpapier rasch in eine kleine Wägeschachtel (mit kleinen Abstandsbügeln) gebracht wurde, worauf ich diese und die Erdprobeschachtel rasch wieder schloß und sie einzeln auf die beiden Schalen der Waage legte. Dadurch hatte ich den Vorteil, die Gewichtsdifferenzen verdoppelt beobachten und den Gewichtsverlust beim Übertragen zur Hauptsache eliminieren zu können. Dann wurde bei beträchtlichen Gewichtsdifferenzen (von etwa 20 mg an) das Fließpapier abgenommen, die Bleche gereinigt und neues Fließpapier mit neuer Lösung beschickt, die Konzentration jetzt aber über den zwei Bodenproben vertauscht und mit dem zweiten Versuch begonnen. In bezug auf die Fehlermöglichkeiten verweise ich auf Ursprung und Blum (1930) (Kapillarmethode). Zur Verkleinerung der Fehler korrigierte ich die Gewichtsdifferenzen folgendermaßen: Eine gleiche leere Schachtel wurde bei jedem Versuch in die große Blechbüchse gebracht, die zur Erhaltung möglichster Temperaturkonstanz in einer großen Holzkiste in Papier rings eingebettet war; sie wurde parallel zu jedem Versuch gewogen, um die Gewichtsveränderungen der Blechoberfläche infolge von Hygroskopizität auszuschalten; eine entsprechende Korrektion wurde für die Wägeschachtel durchgeführt (beide Korrektionen auch durch gleichzeitige Wägung auf beiden Seiten der Waage). Es wurden nur Zuckerkonzentrationen entsprechend 0 Atm., 5, 12, 36, 100 Atm. verwendet und alle Zwischenwerte aus den Verdunstungsbeträgen durch Interpolation gewonnen. Zwei gleichzeitig ausgeführte Versuche liefern einen ersten Wert, die

reziproken einen zweiten. Diese zwei Werte wurden ermittelt. Die Versuchsdauer betrug (2—)3—8 Stunden. Versuche mit gewachsenem Boden wären analog auszuführen. Außer den in Abb. 13 dargestellten Werten wurde auch noch für den Wassergehalt von 8,2% eine Saugkraft von 59 Atm. ermittelt. Die erhaltene Saugkraftkurve liegt ungefähr an der Stelle (jedoch mit etwas kleineren Saugkraftwerten), wo sich die Kurve für „Lehm" bei Gradmann (1928) befindet, was ja mit der Erwartung übereinstimmt, da mein Boden ein lehmiger Moränenboden ist. Versuche mit Blättern waren ebenfalls begonnen, infolge der Notwendigkeit einer eingehenden methodischen Untersuchung aber aufgeschoben worden.

3. Die physiologische Bedeutung des Wassergehaltsdefizits.

Walter (1931) vertritt mit vollem Recht den Standpunkt, daß der Einstellung des Plasmas zum Wasser bis jetzt oft zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Ob aber die relative Dampfspannung (nach Walter Hydratur) den Zustand des Plasmas unter allen Umständen richtig wiedergibt, bleibt noch zu untersuchen. Denn man müßte doch zuerst beweisen, daß eine bestimmte relative Dampfspannung des Plasmas für das Optimum der Assimilation, eine andere für das Minimum, wieder eine andere für das Wachstumsoptimum und abermals eine andere für den Punkt des Absterbens des Plasmas allen Organismen (oder doch Gruppen, die groß genug sind) gemeinsam ist. Dann erst hätte die Angabe der „Hydratur", bzw. des osmotischen Wertes, ihren vollen Sinn. Dann würde man sagen können, warum die Pflanze im gegebenen Augenblick nicht wächst, nicht assimiliert. Aber man dürfte den Plasmazustand deswegen noch lange nicht als ungünstig bezeichnen; denn damit würden wir die Voraussetzung machen, daß es eine Idealpflanze gibt, die stets unter optimalen Bedingungen lebt, leben muß und leben kann.

Mindestens solange einheitliche Deutungen des osmotischen Wertes nicht möglich sind, ist nicht einzusehen, warum man nicht statt Konzentrationswerte ebensogut die relativen Werte der Wassermengen, bezogen auf die Sättigungsmenge, verwenden kann, die zudem meist leichter zu gewinnen sind. Und abgesehen von den Mengenschwankungen des Gelösten, die die Auswertung beider Meßresultate erschweren, besteht ja schließlich in jedem Einzelfall eine gewisse enge Beziehung zwischen Wassermenge und gelöster Substanz, so daß man die „Hydratur", wenn man die Waltersche Definition als richtig annimmt, stellvertretend auch durch den relativen Wassergehalt oder das Wassergehaltsdefizit statt durch den osmotischen Wert messen kann. Mir scheint aber zwischen der Hydraturdefinition (als relative Dampfspannung) und ihrer Bestimmung durch osmotische Werte (statt Saugkraft) eine Diskrepanz zu bestehen.

Damit möchte ich nur auf die Notwendigkeit hinweisen, vor dem sehr weitgehenden Ausbau der Messungen des osmotischen Wertes gründliche Untersuchungen der Beziehungen zwischen ihm und dem Wassergehalt vorzunehmen (dazu Saugkraftmessungen am gleichen Objekt!). Beide Werte könnten daraus nur Nutzen ziehen. Denn man darf nicht vergessen, daß wir über die Beziehungen dieser Werte zueinander noch außerordentlich spärliches quantitatives Material besitzen. Einige Dilatometermessungen von J. T. Rosa (1921, zit. bei Tumanov 1927, S. 436) an *Brassica* lassen sich vielleicht zu diesem Zweck auswerten und liefern ordentliche Kurvenstücke. Walter (1923) hat wohl als erster eine vollständige Kurve für eine Alge, *Bangia fusco-purpurea*, aufgenommen. Einige Resultate von Heilig (1931) ergeben größere Kurvenstücke der ähnlichen Beziehung zwischen Saugkraft und Streifenlänge für höhere Pflanzen. Kleinere Kurvenstücke wären sicherlich auch aus manchen Messungen von Ursprung und Blum zu erhalten. Eine einigermaßen vollständige Kurve für höhere Pflanzen dürfte noch fehlen.

Dieses Fehlen veranlaßt mich, einige Messungen an *Bellis perennis* wiederzugeben, die Anfang Dezember 1931 mit recht ungewohnter Methodik vorgenommen wurden. Ganze *Bellis*-Pflanzen wurden 1 Tag lang in geschlossenen Blechbüchsen in Wasser zur Aufsättigung eingestellt. Dann wurde ein ganz unversehrtes Blatt abgeschnitten, zur Vorsicht in der üblichen Weise mit Fließpapier leicht abgetrocknet, die Schnittstelle paraffiniert und sogleich die Bestimmung des Sättigungsgewichts vorgenommen. Dann kam das Blatt in eine Zuckerlösung vom osmotischen Wert 6 Atm. und wurde durch ein Drahtstückchen unter Lösung gehalten. Bei Nachwägungen wurde das Blatt rasch in Brunnenwassser gespült, dann vorsichtig zwischen Fließpapier getrocknet. Der Gewichtsverlust hatte nach wenigen Stunden meist so stark abgenommen, daß praktisch Gewichtskonstanz eingetreten war oder doch das konstante Gewicht genügend genau graphisch extrapoliert werden konnte. Dann wurde das Blatt nacheinander in Lösungen entsprechend 20, 35, 50, 97 und 220 Atm. eingelegt. Die erhaltene Kurve (mit Mittelwerten von 2 bis 3 Blättern) ist in Abb. 14 wiedergegeben (ausgezogene Linie). Durch die gestrichelte Linie ist die Abhängigkeit zwischen Wassergehalt und osmotischem Wert für eine Rohrzuckerlösung dargestellt, die im wahrscheinlichen Punkt der Grenzplasmolyse mit dem Blatt isosmotisch ist. Durch sie wird einerseits die Verschiedenheit des Verhaltens zwischen Gel und Lösung dargetan (linker Ast), andererseits (rechts) der angenäherte osmotische Wert des Blattes angedeutet.

Der ganze Verlauf scheint recht typisch; ob er methodisch in jeder Beziehung einwandfrei ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Jedenfalls schien die Wahl von *Bellis perennis* besonders glücklich, da sich störende Infiltrationen, die natürlich eine Weiterführung des Versuchs unmöglich machen, nur selten zeigten. Bei anderen Objekten (*Hedera*,

Anthyllis) waren nur vereinzelte Werte erhältlich, da besonders bei niederen Konzentrationen Spaltenöffnung und Infiltration häufig eintraten. Die einfache Methodik könnte vielleicht von einigem Wert sein bei der Untersuchung der Spaltöffnungsphysiologie, der Saugkraftmessungen an Hartlaub, des Permeationswiderstandes.

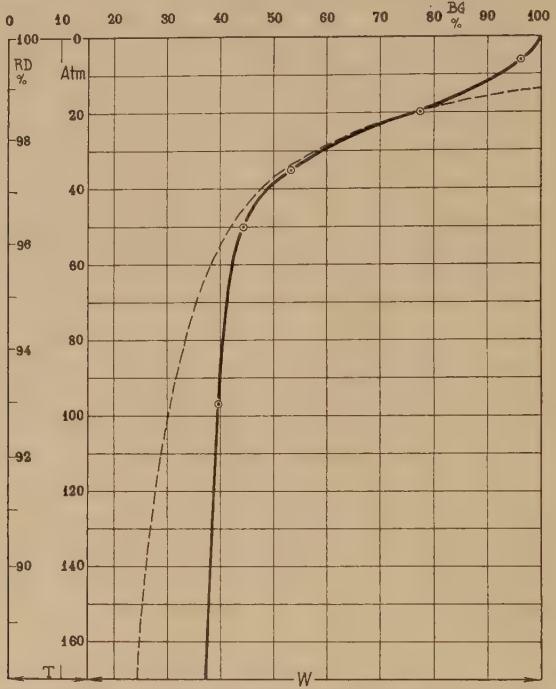

Abb. 14. *Bellis perennis.* Abhängigkeit der Saugkraft in Atm. (bzw. der relativen Dampfspannung in Prozenten, RD) vom Blattgewicht BG in Prozenten bei Wasserverlust (ausgezogene Kurve; BG = 100 % bedeutet Wassersättigungsgewicht). T Trockensubstanz; W Wasser; gestrichelte Kurve: osmotischer Wert einer bei Grenzplasmolyse isosmotischen Lösung.

4. Bestimmung der Wasseraufnahme aus den Kurven für Transpiration und Wassergehaltsdefizit.

Mehrere Autoren, zuletzt auch Pisek und Cartellieri (1931), haben die Wassergehaltsdefizite als Mittel hingestellt, einen Einblick in die Wasserbilanz der Pflanze zu erhalten. Bis dahin sind aber meines Wissens diese Werte nur qualitativ ausgewertet worden. Eine quantitative Auswertung, z. B. eine Bestimmung der Wasseraufnahme aus Transpirationswerten und Wassergehaltsdefiziten ist möglich, sobald die Kurve der Wassergehaltsdefizite genügend genau feststeht.

Bei gleichbleibendem Wassergehaltsdefizit eines Blattes, also horizontalem Verlauf seiner Kurve, muß die Wasseraufnahme eines Pflanzen-

teils genau gleich der Wasserabgabe sein. Steigende Kurve zeigt Zurückbleiben der Wasserzufuhr hinter der Abgabe an, sinkende ein Überwiegen.

Bezeichnet a die stündliche Prozentzunahme des Wassergehaltsdefizits (— a eine Abnahme), graphisch bestimmt aus der Tangente der Kurve im fraglichen Zeitpunkt (mathematisch würde man vom Differentialquotienten des prozentualen Wassergehaltsdefizits nach der Zeit in Stunden sprechen), so ist die stündliche Milligrammabnahme auf 1000 mg Gewicht 10 a. Werden Transpiration und Zufluß auf das Sättigungsgewicht bezogen (T_s und Z_s), so lassen sich alle beliebigen Umrechnungen aus der Beziehung herleiten

$$T_s - Z_s = 10\,a_s \qquad (1)$$

wo a_s bedeutet, daß die Wassergehaltsdefizite auf das Sättigungsgewicht bezogen sind. Ebenso gilt für frischgewichtsbezogene Größen (Index f)

$$T_f - Z_f = 10\,a_f \qquad (2)$$

Meist werden in diesem häufigeren Fall nur die a_s-Werte bekannt sein; dann hat man zu beachten, daß $a_f = a_s \frac{\text{Sättigungsgewicht}}{\text{Frischgewicht}} = \frac{100\,a_s}{100 - D}$, wenn D das eben vorhandene Wassergehaltsdefizit in Prozent bezeichnet. So gilt die Grundbeziehung

$$T_f - Z_f = \frac{1000\,a_s}{100 - D} \qquad (3)$$

oder für oberflächenbezogene Größen (Index o, Einheit 1 qdm)

$$T_o - Z_o = \frac{10\,a_s}{O_s} = \frac{1000\,a_s}{(100 - D)\,O_f} \qquad (4)$$

wenn O_s die Oberflächenentwicklung in qdm/g Sättigungsgewicht und O_f diejenige in qdm/g Frichgewicht bedeuten. Aus den Gleichungen (1) bis (4) lassen sich die oft verwendeten Größen der Bilanz B und des Bilanzquotienten Q leicht berechnen, wenn man beachtet, daß

$$B = Z - T \qquad Q = \frac{Z}{T} = 1 + \frac{B}{T}.$$

Einige Berechnungen werden bei den ökologischen Messungen wiedergegeben werden (S. 136). Die Hauptschwierigkeit ist immer, genügend zuverlässige Kurven des Wassergehaltsdefizits zu erhalten.

III. Beziehungen zwischen Wasserabgabewiderstand und Wassergehaltsdefizit beim Welken.

1. Allgemeines.

Dem Welken ist in den letzten Jahren vom ökologischen Standpunkt aus mehrfach Aufmerksamkeit geschenkt worden, da man darin heute nicht nur eine einfache Folge des Austrocknens, sondern ein Mittel zur Überwindung der Trockenzeiten erblickt. Darauf soll in Abschnitt VI eingegangen, hier aber das Methodische und ein Beitrag zur Welkphysiologie mitgeteilt werden.

Es ist heute noch nicht möglich, mit einfachen Mitteln die Wasserzufuhr zu abgeschnittenen oder gar zu eingetopften Pflanzen in kürzester Zeit zu verändern und genau zu messen, um Welkversuche bei wohldefinierten Zuflußverhältnissen unternehmen zu können. Deshalb blieb mir nichts anderes übrig, als mit abgeschnittenen Pflanzenteilen ohne allen Wassernachschub zu experimentieren. Doch werden erst langwierige vergleichende Untersuchungen (besonders Berücksichtigung des Wassergehaltsdefizits und seiner Einwirkungsdauer) über die Grenzen der zulässigen Verallgemeinerung der an abgeschnittenen Teilen gewonnenen Resultate Aufschluß geben können. Man darf aber nicht übersehen, daß so rasch verlaufende Welkvorgänge in der Natur oft zu beobachten sind.

Der zeitliche Verlauf der Wasserabgabe abgeschnittener Pflanzenteile ist im kleinen gelegentlich untersucht, oder besser, registriert worden. Aber man hat noch kaum versucht, unter einheitlichen Bedingungen zu arbeiten, an Stelle des variablen Zeitmaßstabes die Bezugsgröße dem Versuchsobjekt selbst zu entnehmen und den Vorgang im einzelnen zu untersuchen. Bei den wenigsten Messungen wurden bis jetzt Temperatur- und Feuchtigkeitsmessungen vorgenommen, geschweige denn rechnerisch verwertet, was im Grunde doch der Zweck solcher Nebenmessungen ist.

Konstante Versuchsbedingungen über viele Tage und zu verschiedenen Zeiten des Jahres standen mir nicht zur Verfügung, weshalb ich durchgehend nur Widerstände berücksichtigte. Die verwendeten Blätter selbst wurden auf Einheitsbedingungen gebracht durch eintägiges Einstellen in Wasser in verschlossener Büchse. Wie die Widerstandskurven zeigten, wurde durch diese Maßnahme ein völliger Spaltenschluß nie bewirkt. Selten wurde mehr als ein Einzelblatt, oft (besonders bei geteilten Blättern) auch nur ein Blatt-Teil zu den Versuchen herangezogen. Es stellte sich nämlich gleich zu Anfang der Versuche heraus, daß die charakteristischen, physiologischen Einzelheiten der Welkwiderstandskurve bei zu großer Blattmasse in einer nichtssagenden Summenkurve untergingen infolge des ungleichen Fortschreitens des Welkens. Dies ist z. B. auch der Fall bei den Messungen von Schratz (1932) an *Ericaceen*. Um der Zufälligkeit individueller Spezialfälle zu entgehen, mußten dagegen jedesmal drei Blätter (selten zwei oder vier) getrennt gemessen werden. Die Blätter wurden nach Feststellung des Sättigungsgewichts auf einem Netz von Bindfäden im Laboratorium bei diffusem Licht frei ausgebreitet. Da mit den Versuchen meist morgens begonnen wurde, waren die Blätter bis zum Abend so welk, daß die photische Spaltenreaktion nicht mehr modifizierend eingreifen konnte. Bei langsam welkendem Hartlaub aber beobachtet man einige Morgen kleine Widerstandsverminderungen, die nur auf photischer Öffnungsreaktion beruhen können (Stålfelt 1929). Die Temperatur- und Feuchtigkeitsmessungen (Psychrometer stark bewegt) müssen so häufig angestellt werden, daß sich genügend genaue

Interpolationen und Mittelwertberechnungen über die Versuchszeiten ergeben.

Ein wichtiger Punkt dieser Untersuchungen ist die richtige Wahl der Versuchsdauer. Zu Anfang muß oft schon nach wenigen Minuten nachgewogen werden, wenn man wichtige Einzelheiten der Kurve nicht verlieren will. Am besten läßt sich die Versuchsdauer bemessen, wenn man alles fortlaufend berechnet und graphisch darstellt; doch ist dieses Verfahren bei mehr extensiven Messungen etwas umständlich. Später kann man ruhig mehrere Stunden zuwarten, muß es oft auch, wenn die Transpirationsbeträge sehr klein werden.

Genau wie bei den Transpirationsmessungen stößt man auch bei den Widerstandsbestimmungen immer wieder auf Fälle, wo eine Ermittlung der transpirierenden Blattoberfläche fast unmöglich ist; man ist dann versucht, auch den Widerstand auf das Blattgewicht zu beziehen. Die Frage der Bedeutung und Zulässigkeit soll in Abschnitt VI kurz erläutert werden. Bei den vorliegenden Welkversuchen wurden alle Widerstände auf das Sättigungsgewicht bezogen (w_s) und nach der Formel berechnet (vgl. die Formel für den Flächenwiderstand S. 54):

$$w_s = \frac{n\,C\,z\,G}{v} = 0{,}06\,n\,\frac{(C \text{ in g/cbm})\,(z \text{ in Min.})\,(G \text{ in g})}{(v \text{ in mg})}.$$

G stellt das Sättigungsgewicht (genauer Masse) dar und darf besonders in vorliegenden Welkversuchen nicht durch das sog. Frischgewicht (besser Momentangewicht) ersetzt werden, da wir in jedem Augenblick dieselbe organische Trockenmasse vor uns haben und die mit dem Gewichtsverlust verbundene Flächenschrumpfung als Widerstandsvermehrung auf-

Tabelle 17. Welkverlauf eines Blattes von *Anthyllis Vulneraria*.
WD% = Wassergehaltsdefizit des Blattes in Prozent. C = Konzentrationsdifferenz in g/cbm. z = Versuchsdauer in Minuten. v = verdunstete Wassermenge in Milligramm. w_s = gewichtsbezogener Widerstand (Abb. 16 *A*).

Datum und Zeit	Gewicht	Mittl. WD%	C	z	v	w_s	Bemerkungen
3. 6. 1020	709,1	3,6	4,8	35	50,7	0,17	Frisch
1055	658,4	9,0	5,1	27	26,7	0,26	
1122	631,7	12,1	5,5	24	16,4	0,41	
1146	615,3	14,8	5,8	60	22,5	0,79	
1246	592,8	17,7	5,9	95	18,5	1,54	
1421	574,3	20,1	6,8	90	15,5	2,02	
1551	558,8	23,1	7,4	189	27,0	2,64	± Frisch
1900	531,8	26,1	6,4	127	15,8	2,62	Schlaff
2107	516,0	30,3	4,5	542	44,1	2,83	
4. 6. 0609	471,9	34,7	4,8	230	17,6	3,20	
0959	454,3	37,0	6,7	167	15,8	3,61	
1246	438,5	42,3	5,8	601	59,5	2,98	Schlamp
2247	379,0	52,8	6,9	19,7h	91,0	4,57	
5. 6. 1825	288,0	64,8	5,0	23,7h	78,6	4,63	
6. 6. 1810	209,4	76,0	5,0	75,0h	77,2	14,9	
9. 6. 2110	132,2						± Dürr

fassen. Der *gewichtsbezogene Widerstand* w_s hat nach obiger Gleichung die Dimension [cm^{-3} g sek] und kann leicht in einen Flächenwiderstand verwandelt werden durch Multiplikation mit der Oberflächenentwicklung O in qcm/g (also Werte, die meist die Größenordnung 100 aufweisen). Auch diese Flächenwiderstände sind auf die Fläche bei Sättigung bezogen, was bei speziellen Fragestellungen zu berücksichtigen wäre. Bei diesen Versuchen ist allgemein n = 1,2 gesetzt worden.

Da raumeshalber weder die Versuchsprotokolle noch die graphischen Darstellungen der an rund 100 Arten durchgeführten Messungen hier

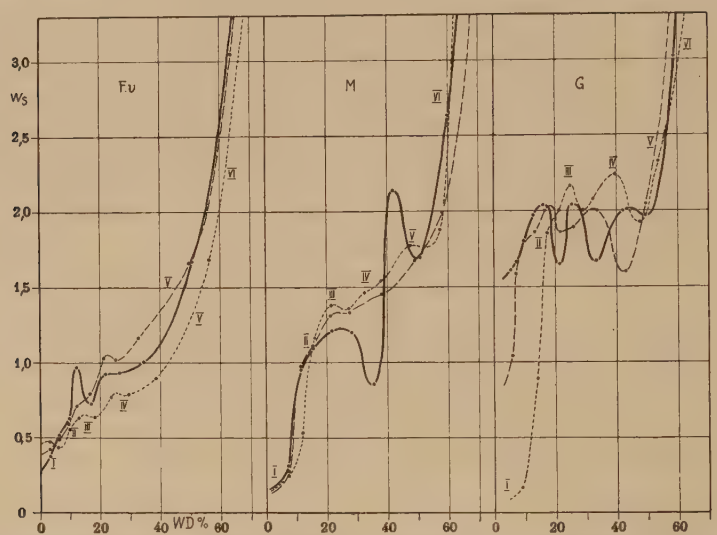

Abb. 15. Welkwiderstände. w_s auf 1 g Sättigungsgewicht bezogener Widerstand. WD Wassergehaltsdefizit in Prozenten des Sättigungsgewichtes. F.v. *Fragaria vesca* (Walderdbeere); M Monatserdbeere; G Gartenerdbeere (Sorte Rotkäppchen); I—VI Welkzustände (s. Text).

dargestellt werden können, sei neben einigen, nachher zu besprechenden Kurven ein Versuchsprotokoll der Messungen an einem Einzelblatt von *Anthyllis Vulneraria* vom 3. bis 6. 6. 31 wiedergegeben: Am ersten Tage wurden etwa 25 Psychrometerbeobachtungen ausgeführt, an den übrigen die Hälfte (mittlere Lufttemperatur etwa 17°, relative Feuchtigkeit etwa 60%). Die Blattfläche (beide Seiten) betrug 42,6 qcm, bei einem Sättigungsgewicht von G = 0,709 g; O_s also 60 qcm/g. w_s = 0,051 Cz/v.

Eine Auswahl aus der Mannigfaltigkeit der Kurven ist in Abb. 15 und 16 dargestellt. Das mitgeteilte Beispiel ergibt die ausgezogene Kurve in Abb. 16 rechts, *A*.

2. Diskussion der Welkwiderstandskurven.

Fast alle erhaltenen Kurven zeigen ein gewisses Auf- und Absteigen, das man im ersten Augenblick als Streuung betrachten möchte. Aber

schon Schröder (1909) erkannte in diesen Schwankungen Beziehungen zum Welkzustand, indem er in der Einleitung (S. 5) kurz zusammenfaßt: „Zur Gewichtsabnahme möchte ich nur noch erwähnen, daß ein plötzliches Flacherwerden der Kurve zu Beginn auf Schluß der Spaltöffnungen schließen läßt, ein Steilerwerden vor Ende der Verdunstung auf Absterben des Blattes" (Kurven der Transpirationsstärke in Abhängigkeit von der Zeit).

Selbst ohne jede mikroskopische Kontrolle, rein makroskopisch, lassen sich verschiedene Welkzustände unterscheiden, die in hervorragender

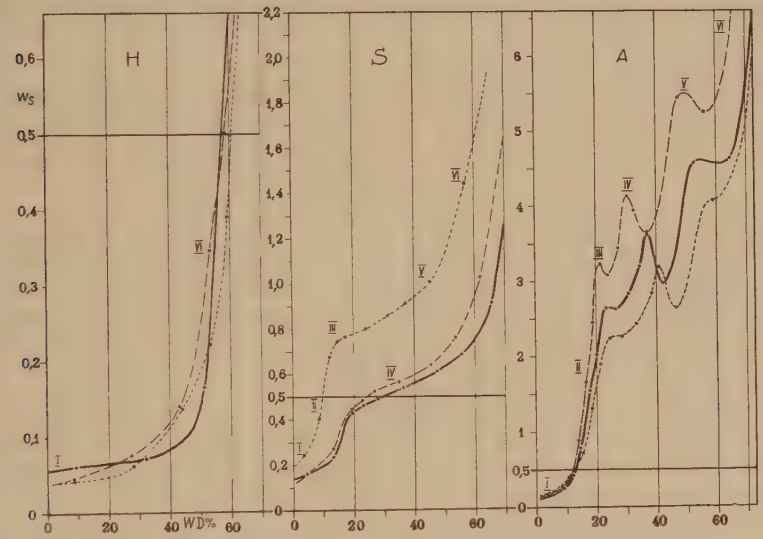

Abb. 16. Welkwiderstände. H *Hypericum acutum*; S *Sonchus oleraceus*; A *Anthyllis Vulneraria*. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 15.

Weise mit den Eigentümlichkeiten der Welkwiderstandskurve übereinstimmen. Dies sei veranschaulicht an *Fragaria vesca* (Walderdbeere), mit der ein besonderer Versuch angestellt wurde: 35 über Nacht aufgesättigte Blätter wurden frei ausgebreitet nach Bestimmung ihres Sättigungsgewichtes. Aus ihnen wurden wahllos fortwährend Blätter herausgenommen, zur Bestimmung des Wassergehaltsdefizits gewogen, während ihr Welkzustand jedesmal durch ein Wort charakterisiert wurde. Dieser Versuch ergab folgende, mit wenigen Ausnahmen allgemein passende Koordination von

Welkzustand und Wassergehaltsdefizit in Prozent:

frisch	I	0—12	schlamp bis papieren		34—39
± frisch		12—15	± papieren		39—46
± schlaff		15—17	papieren	V	46—59
schlaff	III	17—21	papieren bis dürrlich		59—63
± schlamp		21—26	dürrlich	VI	63—70
schlamp	IV	26—34	dürr	VI	über 70

Durch Vergleich mit den Kurven für die Walderdbeere in Abb. 15 ergibt sich, daß sich makroskopisch und in den Kurven mindestens die fünf mit römischen Ziffern bezeichneten Welkzustände unterscheiden lassen. Eine gewisse Ausstülpung im ersten Steilaufstieg, wie sie z. B. in Abb. 9 bei *Ranunculus acer*, aber sonst noch häufig, z. B. bei der Gartenerdbeere *G* in Abb. 15 zu erkennen ist, muß nach den Erfahrungen an *Ranunculus acer* das Ende des Spaltenschließens bezeichnen. Zusammen mit solchen Koordinationsuntersuchungen an anderen Arten komme ich zur Aufstellung folgender Hauptwelkstadien:

Welkstadien:		In der Welkwiderstandskurve gekennzeichnet durch:
I	frisch, offene Spalten	kleine Widerstände
II	± frisch, geschlossene Spalten	Vorwölbung im ersten Steilaufstieg
III	Beginn des Schlaffwerdens	Gipfel mit nachherigem leichtem Sinken
IV	Beginn des Schlampwerdens	Gipfel mit nachherigem leichtem Sinken
V	papieren	Gipfel oder Vorwölbung
VI	dürr	Zweiter Steilaufstieg

Als „schlaff" bezeichne ich ein Blatt, das seine Ränder langsam abfallen läßt, wenn man es waagrecht hält. „Schlamp" nenne ich ein Blatt, das jeglichen Halt (Turgor) verloren hat, das zusammenfällt wie ein nasses Tuch. „Papieren" anzufühlen ist ein Blatt meist dann, wenn es zwischen schlamp und dürr steht, schon etwa steif, aber noch deutlich weich ist.

Die Ursachen der genannten Ausprägungen der Welkzustände in der Widerstandskurve sind zum Teil noch unbekannt und müssen besonders durch mikroskopische Kontrollen ermittelt werden. Stadium I und II sind genügend klar. Stadium III entspricht einem partiellen Turgorverlust; ob die Epidermis hier in Frage steht und die Widerstandsverminderung durch eine vorübergehende zwangsweise Öffnungstendenz der Spalten zustande kommt, weiß ich nicht. Stadium IV entspricht vollem Turgorverlust; ob das Absinken auf Spaltenöffnen oder gewissen plasmolyseartigen Vorgängen beruht, kann nur die mikroskopische Untersuchung zeigen. Stadium V dürfte einer Epidermisaustrockung entsprechen; ob die gelegentlich beobachtbare Widerstandsverminderung schon dadurch erklärt werden kann (z. B. erzwungenes Spaltenöffnen) oder durch eine andere der angedeuteten Möglichkeiten, bleibt zu untersuchen.

In den Abb. 15 und 16 sind jeweils bei einer Kurve die entsprechenden römischen Ziffern eingetragen. Man erkennt die einzelnen Stadien nicht überall gleich gut, braucht sich aber darüber nicht zu verwundern. Bei *Hypericum acutum* sind offensichtlich viel zu wenig Meßpunkte vorhanden (kleine Blättchen!). Andere Fälle erklären sich durch zu große Blattmasse (die genannten Versuche von Schratz 1932). In zahlreichen anderen Fällen wird aber auch der beste Experimentator die genannten Eigentümlichkeiten nicht herausbringen. Denn man darf nicht vergessen,

daß diese Kurven Summenkurven für Tausende von Zellen sind und deshalb physiologische Eigentümlichkeiten des Zellwelkens nur dann richtig wiedergeben, wenn sich alle Zellen ungefähr in derselben Welkphase befinden. So ist auch die ausgezogene Kurve der Monatserdbeere (Abb. 15), die so abweichend zu sein scheint, wohl nur aus einem etwas speziellen Zusammenwirken der Zellen zu erklären. Man könnte in diesem Zusammenhang auch daran denken, daß die Gipfel bei III und IV nur getrennt aufgenommene Wirkungen derselben Erscheinung sind.

Abb. 15 veranschaulicht die Verschiedenheiten bei verschiedenen Arten (Artbastarden) der Gattung *Fragaria*. Von den zwei Sorten Gartenerdbeeren zeigte „Madame Moutôt" höhere Welkwiderstände als „Rotkäppchen" (Abb. 15). Abb. 16 zeigt typische Vertreter hygro-, meso- und xerophytischer Standorte, auf deren Unterschiede in Abschnitt VI eingegangen wird.

3. Welkwiderstand und Insertionshöhe.

Nicht nur die Unterschiede im Verlauf, auch diejenigen in der Höhe der Welkwiderstandskurven werden noch manche Untersuchung verlangen. Vor allem sind hier zu beachten: Arten, Unterarten, Ökotypen, Alter, spezielle Insertionsverhältnisse, Standort, Krankheitserscheinungen usw. Einige kleinere Beobachtungen seien mitgeteilt.

Jüngere Blätter von *Fragaria vesca*, *Taraxacum officinale*, *Fagus silvatica* ergaben höhere Welkwiderstände als ältere. Sonnenpflanzen von *Ilex Aquifolium* und *Hedera Helix* zeigten höhere Widerstände als Schattenpflanzen. Blätter von Monatserdbeerpflanzen einer Neuanpflanzung mit gelockertem Boden welkten rascher als solche einer mehrjährigen, vermagerten Pflanzung, aus der die Setzlinge für die Neuanpflanzung genommen worden waren.

Von bedeutendem Einfluß scheint auch die Insertionshöhe zu sein. *Prenanthes purpurea*, *Sonchus oleraceus* (Abb. 16, kurzgestrichelte Kurve = Spitzenblatt), *Asperula odorata*, *Ilex Aquifolium* und andere ergaben oft ausgesprochen kleine Widerstände der unteren Blätter, während die oberen Blätter entweder wenig unter sich abwichen oder aber nach der Spitze hin abermals an Widerstand zunahmen (ähnlich Alexandrov 1922, 1924, zit. bei Seybold 1930, S. 636). Die Beobachtung, daß untere Blätter oft eher welken als obere, ist mehrfach angeführt worden, meist aber mit dem Schluß, daß sie von den oberen ausgesogen würden. Meine Beobachtungen mahnen sehr zur Vorsicht in der Anwendung dieser Deutung, da sie nicht ohne weiteres zwingend ist.

Anhang: „Vorübergehendes" und „konstantes" Welken.

Diese Unterscheidung der amerikanischen Autoren ist zweckmäßig, solange es sich nur um die Abgrenzung des ohne Schaden ertragenen Welkens handelt. Ob das permanent wilting als besonders wichtiger

Welkzustand hervorzuheben ist, obwohl eine Wiedererholung des Blattes unmöglich ist, scheint mir aber fraglich (ich stütze mich auf die Darlegung Seybolds 1930, S. 622).

Recht willkürlich ist aber das Abgrenzungsverfahren Stockers, wonach eine Pflanze dann als „vorübergehend" welkend bezeichnet wird, wenn sie sich in feuchter Kammer, ohne Einstellen in Wasser, wieder erholt. Vassiljev (1931) hat in mangelhafter feuchter Kammer stets Gewichtsabnahmen beobachtet. Meine Versuche mit zahlreichen, verschieden angewelkten Blättern von *Fragaria vesca* ergaben folgendes:

1. Eine Restitutionsmöglichkeit aus sich selbst, ohne Wasserzufuhr, gibt es bei *Fragaria* nicht (eigentlich selbstverständlich!).

2. Das Turgeszentwerden in feuchter Luft beruht auf leicht feststellbarer Wasseraufnahme aus der Luft.

3. Eine solche Wasseraufnahme erfolgt in jedem Welkzustand im engeren Sinn, bei noch so geringen Wassergehaltsdefiziten.

4. Die damit sicher festgestellte Wasserdampfaufnahme durch die Blätter schreitet aber nur so langsam vorwärts, daß ein großes Defizit vor dem Verhungern (?) des Blattes nicht ausgefüllt werden kann.

Eine variable, in keiner Weise definierte Wasseraufnahmemenge als Kriterium zur Unterscheidung leichten und starken Welkens zu benutzen, geht nicht an; zudem ist in der Natur Sättigungsdampfdruck selten auf längere Zeit verwirklicht.

Es gibt verschiedene Welkstadien, die man makroskopisch unterscheiden kann und mikroskopisch und mikrochemisch unterscheiden muß, aber kein „vorübergehendes" und „konstantes" Welken, es sei denn, den Bezeichnungen werde ein physiologischer Sinn nicht beigelegt.

B. Ökologische Messungen.

IV. Tagesgang der gemessenen Faktoren.

1. Ökologische und soziologische Charakterisierung.

Die Fortschritte der Soziologie der letzten 20 Jahre geben dem Ökologen Mittel in die Hand, zweckmäßig vorzugehen, zielbewußt zu arbeiten. Er lernt Gruppen von Arten abgrenzen, die eine ähnliche Ökologie aufweisen; er lernt die typische Gesellschaft kennen; er kennt die soziologische Wertigkeit der Arten und beschränkt deshalb seine Hauptuntersuchungen auf die wichtigsten unter ihnen.

Nachstehende Untersuchung liefert einige Beiträge zur Wasserökologie dreier einheimischer Pflanzengesellschaften. Eine eingehende oder gar abschließende Behandlung auch nur für die vorliegenden Bestände war bei der notwendigen methodisch-physikalisch-physiologischen Grundlegung nicht möglich. Es handelt sich um weitverbreitete Gesellschaften (oder Gesellschaftsverbände) des Alpenvorlandes: *Fagetum* (Buchenwald), *Brometum* (Trockenwiese) und gedüngte Wiese (Fettmatte).

Die zur Untersuchung herangezogenen Bestände dieser Gesellschaften befinden sich in nächster Nähe meines Laboratoriums in Spiez am Thunersee (Berner Oberland), am sog. Spiezberg, in etwa 640 m Meereshöhe. Der Spiezberg bildet einen felsigen Rücken (Lias- und Rhätkalke), der West-Ost streicht, nach Norden steil in den Thunersee abfällt, dort wie auf dem Kamm mit Buchenwald bedeckt ist, nach Süden hin einen Hang von etwa 30° Neigung bildet, der von Trockenwiesen und neuerdings wieder zum Teil von Reben bedeckt ist. Das Laboratorium und meine meteorologische Station liegen in der Mitte dieses Südhanges. An seinem Fuß liegt die Fettmatte, in der Nähe des Kammes der *Brometum*-Bestand, auf dem Gratplateau, etwa 30 m vom Waldrand entfernt, der untersuchte *Fagetum*-Ausschnitt.

Diese Lage brachte es mit sich, daß Fettmatte- und Buchenwaldbestand in relativ trockener Fazies vorlagen. Der Trockenmattebestand ist ein nach den Rändern zu wenig homogenes und relativ junges Assoziationsfragment (vor etwa 40—50 Jahren noch offenes Rebland), in dem *Bromus erectus*, oder stellenweise auf felsigerem Grund *Salvia pratensis* dominieren. Von der Wiedergabe soziologischer Aufnahmen kann bei der orientierenden Natur der Untersuchungen abgesehen werden.

Über die Eigenschaften der Böden in bezug auf das Wasser geben die Abb. 12 und 13 Anhaltspunkte. Saugkraftmessungen sind für den Waldoberflächenboden leider noch nicht ausgeführt. Der Waldboden in 15 cm Tiefe und der Fettmatteboden dürften nur wenig vom *Brometum*-Boden abweichende Saugkraftkurven ergeben. Die Bodentiefe überschritt im *Brometum* selten 15 cm. Die Wassergehaltsuntersuchungen der Fettmatte, die den Messungen der Abb. 12 parallel ausgeführt wurden, ergaben in 15 cm Tiefe Wassergehalte zwischen 30 und 40% des Trockengewichts, in 2 cm Tiefe auch nach trockenen Tagen 1—5% mehr (geringe Schwankungen!). Die Wasserkapazität (Wassergehalt nach Sättigung und Abtropfenlassen des natürlichen, gewachsenen Bodens; s. z. B. Burger 1922) beträgt in Prozent des Trockengewichts (eingeklammert in Volumenprozent des gesättigten Bodens):

Brometum	*Fagetum* 2 cm	*Fagetum* 15 cm	Fettmatte
41,1 (47,2)	126,6 (55,0)	46,6 (46,2)	55,1 (51,0)
1,15	0,43	0,99	0,93

Die zweite Zeile gibt den Wert des Volumengewichts in g/ccm (trockener Boden) und hebt deutlich die „Schwere" des *Brometum*-Bodens hervor (sandige und lehmige Bestandteile; zum Teil auch Wirkung der alljährlichen starken Austrocknung, bestehend in einer teilweisen Vernichtung der Krümelung und Hemmung der Bodenlebewesen; geringster Humusgehalt).

Der äußerst nasse Sommer 1931 verhinderte ausgiebige Beobachtungen über die Welkerscheinungen in freier Natur. Auch die Transpirationswiderstandsuntersuchungen im Freien wurden stark beeinträch-

tigt, so daß neben zahlreichen Kobaltpapiermessungen, die hier nicht mitgeteilt werden sollen, für jede Gesellschaft nur eine einzige vollständige Schönwettertagesmessung wiedergegeben werden kann.

2. Tagesmessung im Brometum-Bestand.

Ökologische Transpirationsuntersuchungen sollten immer mit so vielen Haupt- und Nebenmessungen ausgeführt werden, daß ein einzelner Beobachter dazu nicht genügt. Daß aber bei richtiger Einteilung der Arbeit auch ein einzelner eine große Zahl von Messungen ausführen kann, soll folgende Tagesmessung im *Brometum*-Bestand vom 10. 10. 31 zeigen. Nur für diese Messung werden die Versuchsprotokolle fast vollständig wiedergegeben.

An Nebenmessungen wurden folgende durchgeführt (ungefähr jede halbe Stunde): Lufttemperatur mit Schleuderthermometer; Luftfeuchtigkeit gleichzeitig mit stark hin- und herbewegtem feuchtem Thermometer; Strahlungsintensität der Sonne mit zwei Schwarzkugelthermometern (kugeliges Quecksilbergefäß) in Erdachsenrichtung etwa 30 cm über dem Erdboden, das eine in der Sonne, das andere durch einen kleinen Pappdeckel an Drahtarm abgeschattet; Temperatur und relative Feuchtigkeit der bodennahen Luftschicht mit einem am Boden liegenden (zur Ablesung aufgenommenen) und durch ein schmales senkrechtes Brett abgeschatteten Lambrechtschen Polymeter; die Bodentemperatur in 2 cm und 15 cm Tiefe; Verdunstung von zwei Livingston-Zylinderatmometern, beide senkrecht gestellt und mit einfachen geeichten Glasröhren als Büretten eingerichtet, das eine in der Sonne, das andere im Schatten des genannten Brettes (Verdunstungsfläche etwa 30 cm über dem Boden); notiert wurden zudem die Bewölkung in Zehnteln, die Windrichtung und die geschätzte Windgeschwindigkeit in m/sek (Tabelle 17).

Meinen meteorologischen Beobachtungen entnehme ich folgende Angaben über das Wetter der Versuchstage: Am 5., 6., 8. und 9. Okt. war die Sonnenscheindauer maximal. Am 7. 10. war der Himmel den ganzen Tag bedeckt und es fiel in den Abendstunden eine Regenmenge von 4 mm, die aber kaum merklich in den Boden eindrang, da seit dem 23. 9. kein Regen gefallen war (damals auch nur 4,6 mm; der letzte ausgiebige Regen am 12./13. 9. mit 35 mm). Deshalb sind die Verhältnisse am 10. 10. als für unsere Gegend ordentlich extrem zu bezeichnen.

Die Messung der Blatt-Temperaturen ist im allgemeinen recht schwierig. Mit dem Quecksilberthermometer (zylindrisches Gefäß, dünnes Glas) können nur dort einigermaßen zuverlässige Messungen ausgeführt werden, wo reichliche Blattmassen zur Verfügung stehen. Durch reichliches Streichen und Rollen des Thermometers auf den Blättern und zwischen ihnen bei augenblicklicher Abschattung durch den Kopf des Beobachters erreicht man eine feste Einstellung, die auf alle Fälle nicht zu hoch ist, wenn man die Beeinflussung durch Handnähe vermeidet (Tabelle 18). (Die Wirkung der Reibungswärme liegt innerhalb der Fehlergrenze solcher Messungen!)

Tabelle 17.

Meteorologisch-klimatische Messungen im *Brometum*-Bestand (10. 10. 31). Die für die Atmometer angegebenen Zahlen bedeuten den Stand an der Bürette in Kubikzentimeter; Fettdruck heißt Wiederauffüllung auf die Marke 0 ccm sofort nach der Ablesung.

Zeit	Bewölkung /10	Wind m/sek	Luft 1,5 m		Schwarzkugeltherm.		Atmometer ccm		Bodennah		Bodentemperatur	
			Temp.	Feuchtes Therm.	So	Sch	So	Sch	Temp.	R.F. %	2 cm	15 cm
0850	0	O 1	13,8	11,0	33,5	18,4	2,20	1,70	14,4	82	16,3	14,0
6920	0	O 0—1	12,4	10,8	36,3	20,7	2,76	1,99	16,6	64	18,8	13,8
0950	0	O 0—1	13,1	11,5	37,9	22,9	3,53	2,30	17,0	60	20,5	13,8
1020	0—	O 0—	15,5	12,9	39,9	23,4	4,38	2,61	20,9	53	25,2	14,0
1050	0—	N 0—1	16,3	13,4	41,5	24,5	**5,48**	**3,08**	21,0	48	25,8	14,2
1120	0—	NO 0—1	15,2	12,7	43,2	26,3	1,13	0,63	21,6	48	28,5	14,7
1150	0—	NO 0—1	16,5	13,7	44,5	28,6	2,43	1,30	23,9	42	28,8	15,2
1310	0—1	O 1	20,5	15,2	46,7	30,2	**6,50**	**3,30**	27,3	36	37,2	16,7
1340	0—	O 0—1	20,5	16,7	46,2	30,5	1,60	0,91	27,5	34	38,5	17,7
1410	0—	O 0—1	20,5	15,6	45,2	29,8	3,32	1,91	26,9	38	37,3	18,5
1440	0—	W 0—1	20,3	14,9	44,1	29,0	4,98	2,94	25,7	38	39,7	18,5
1510	0—	W 0—1	19,8	15,0	41,8	27,8	**6,85**	**4,06**	25,3	38	33,0	18,8
1600	1	W 0—	20,0	14,9	37,7	26,1	2,10	1,38	23,8	40	33,7	20,5
1635	2	W 1	18,5	14,1	32,3	23,3	3,46	2,31	20,2	51	29,6	18,8
1705	2	W 1—2	16,9	12,5	18,3	17,7	4,28	2,93	16,2	60	25,5	18,7
1735	0—	W 1—2	15,0	11,7	15,0	15,0	4,75	3,39	13,3	79	23,0	18,7
1805	0	0	14,7	11,6	12,0	12,1	5,00	3,62	10,1	93	19,6	18,3

Tabelle 18. Blatt-Temperaturen von *Salvia pratensis* S, *Bromus erectus* B, *Daucus Carota* D (10. 10. 31).

Art	0855	0925	1000	1105	1130	1200	1315	1425	1500	1525	1605	1710	1755
S	17,0	17,5	20,6	22,3	23,8	27,8	29,7	31,8	28,1	26,3	23,5	15,2	12,3
B	16,3	16,9	18,2	21,3	23,3	25,6	28,5	29,8	27,1	25,6	22,8	15,3	12,7
D	—	—	—	—	—	19,7	22,3	—	21,3	—	20,3	16,3	12,0

Tabelle 19.

Lufttemperatur und Feuchtigkeit am Waagestandort (10. 10. 31). Sättigungsdefizit SD (fT = feuchtes Thermometer).

Zeit	0915	0945	1010	1035	1110	1135	1212	1330	1430	1600	1630	1715	1800
t	11,7	11,7	12,9	13,4	14,6	16,6	17,9	20,0	20,5	19,5	19,2	16,3	15,1
fT	10,1	10,1	10,9	11,1	11,8	13,5	13,6	14,6	14,8	14,0	14,7	12,4	11,9
SD	1,84	1,84	2,38	2,77	3,48	4,09	5,84	7,75	8,30	7,75	6,37	5,04	4,01

Die Bungesche Reiseprobierwaage mit Luftdämpfung wurde im Schatten eines Gebüsches, etwa 5 m vom Bestand weg, aufgestellt. Die Blätter blieben bei diesem Versuch auf der Waage bei gehobener Vorderwand, da die Widerstandsbestimmung im Vordergrund stand und selbst in unserem Klima an sonnigen Standorten die Blatt-Temperatur nicht der Lufttemperatur gleichgesetzt werden darf (vgl. meine Blatt-Temperaturen

mit den Temperaturen der bodennahen Luftschicht, Abb. 17). [Die Seyboldschen Widerstandswerte an ägyptisch-arabischen Wüstenpflanzen (1930) sind sicher wesentlich zu klein.] Die Blätter hingen meist senkrecht; das Eindringen eines Luftzuges in das Waagegehäuse war natürlich nicht ausgeschlossen, weshalb Widerstandsbestimmungen am besten in einem geschlossenen Laboratorium ausgeführt würden. Da die Lufttemperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse am Waagestandort nicht mit denjenigen am Pflanzenstandort identisch sein konnten, war hier

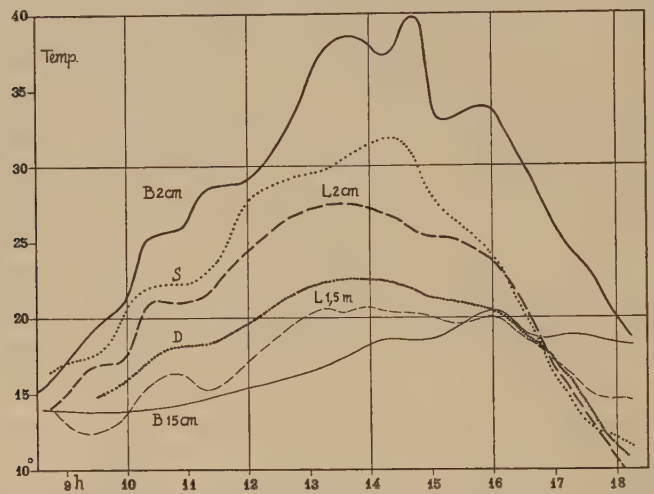

Abb. 17. Die Temperaturverhältnisse im *Brometum* am 10. 10. 31. Ausgezogene Kurven: Boden B in 2 cm und 15 cm Tiefe; gestrichelte Kurven: Luft L 2 cm und 1,5 m über dem Boden; punktierte Kurven: Blatt-Temperatur; S *Salvia pratensis*; D *Daucus Carota*.

eine besondere Psychrometermessung notwendig (Tabelle 19), die als Grundlage für die Bestimmung der Konzentrationsdifferenz C diente.

Der Transpirationsversuch wurde mit 2—3 Blättern gemeinsam ausgeführt und dauerte jeweils nach Bedarf 2—5 (selten bis 9) Min. (Tabelle 20). Zwischen 12 und 15 Uhr wurden vier Arten einem mehrmals wiederholten Transpirationsversuch unterworfen zur Feststellung der Zuverlässigkeit der übrigen Messungen. *Daucus Carota* ergab bei einem Anfangsgewicht von 1426 mg folgende Reihe der Gewichtsabnahmen in je 4 Min.: 45,7; 46,0; 34,1; 32,6; 25,6; 23,3; 16,5 mg. *Salvia pratensis* ergab bei 1653 mg Anfangsgewicht in je 2 Min.: 26,3; 24,7; 24,6; 23,4; 20,0; 18,2; 17,6; 16,6; 14,9 mg. *Bromus erectus* zeigte in 4-Minutenversuchen (324 mg): 4,8; 3,7; 3,6; 3,0; 2,0 mg. Bei einer Versuchsdauer von $4^1/_2$ Min. ergab *Rubus thyrsoideus* (966 mg): 29,3; 20,8; 12,7; 6,7 mg. Daraus folgt, daß für eine größere Gruppe meiner Arten die gewählte Versuchsdauer gut zulässig ist. Bei *Rubus* dürfte die meistgewählte Zeit von 2 Min. sogar noch etwas zu lang sein. Bei *Bromus*

(wohl auch bei *Arrhenatherum*) muß die Zeit entschieden unter 4 Min. gewählt werden; das ist ohne Vergrößerung der Blattmasse nicht möglich, was zu Schwierigkeiten der raschen Montierung auf der Waage führt.

Am Schluß jedes Versuches wurden die Blätter in eine Blechbüchse gelegt und noch gleichen Tages im Laboratorium zur Aufsättigung in verschlossene Blechbüchsen in Wasser eingestellt. Das Sättigungsgewicht und die Blattflächen (Planimeter) wurden gewöhnlich am 2. Tage bestimmt. Die Blätter wurden in Papiertüten getrocknet und zu einer

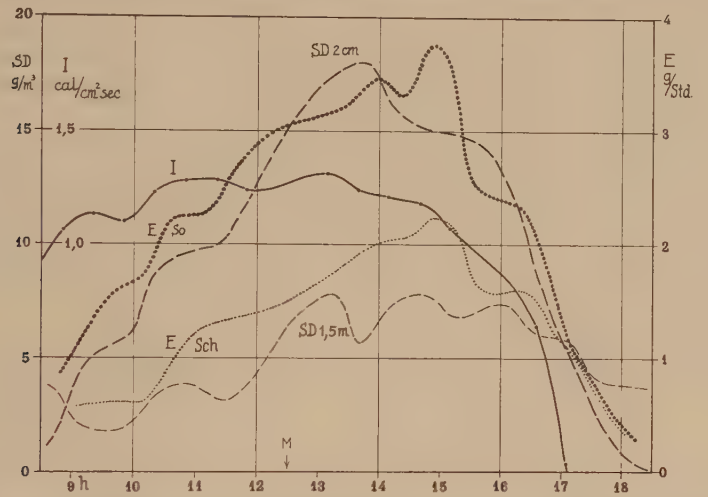

Abb. 18. 1. Die Insolation am 10. 10. 31 in cal/qcm-Min. (in der Abb. steht irrtümlicherweise Sec.) (ausgezogene Kurve I); M mittlerer Ortsmittag. 2. Das Verdunstungsklima im *Brometum* am 10. 10. 31. Gestrichelte Kurven: Sättigungsdefizit in g/cbm in 2 cm und 1,5 m Höhe. Punktierte Kurven: Evaporation; Livingstonzylinder in der Sonne So und im Schatten Sch.

evtl. Trockengewichtsbestimmung aufgehoben. Wassergehaltsdefizite und Blattflächen in Tabelle 20.

Eine ausführliche graphische Darstellung aller Messungen, wie sie allein eine richtige Auswertung erlaubt, kann raumeshalber nicht wiedergegeben werden. Abb. 17 und 18 geben die klimatischen Messungen zum Teil direkt, zum Teil ausgewertet wieder. Die Auswertung der Schwarzkugelthermometerbeobachtungen soll an anderer Stelle mitgeteilt werden. Abb. 19 gibt die Messungen an einer unter Wassermangel stark leidenden Art *(Anthyllis Vulneraria)* wieder; in den späteren Vormittagsstunden begannen die Blätter zu welken und erreichten nachmittags den „Schlamp"-Zustand (S. 128). Im Gegensatz dazu veranschaulicht Abb. 20 die Verhältnisse für eine Art *(Salvia pratensis)* mit sehr ausgeglichener Bilanz. Bei beiden Arten sind die Transpirationskurven nicht direkt beobachtet, sondern auf Grund der Blatt-Temperaturen, der Dampfdruckverhältnisse am Pflanzenstandort und des Blattwiderstandes berechnet. Diese Umrechnung ist ein gewiß nicht immer ganz

einwandfreier Notbehelf für fehlende Messungen, die bei Zusammenarbeit zweier Beobachter auch zu beschaffen wären. Ich bin überhaupt der Auffassung, daß in Zukunft der Ökologe nicht fragen darf: Widerstandsmessung *oder* Transpirationsmessung; es handelt sich im allgemeinen darum, *Widerstands- und Transpirationsmessungen* auszuführen. Nach dem auf S. 123 dargelegten Verfahren sind schließlich auch die Bilanzverhältnisse untersucht und in der Zuflußkurve Z dargestellt worden.

Bei Vergleich aller Messungen lassen sich unter anderem folgende *Ergebnisse* festhalten:

Tabelle 20. Zusammenstellung der Widerstands- und Wassergehaltsdefizitbestimmungen an Pflanzen aus dem *Brometum*-Bestand.

C = Wasserdampfkonzentrationsdifferenz Blatt/Luft in g/cbm. z = Versuchsdauer in Minuten. v = Transpirationsmenge in Milligramm. F = Fläche beider Blattseiten in Quadratzentimetern. G_s = Sättigungsgewicht der verwendeten Blätter. w = Widerstand von 1 qcm Blattfläche (Formel S. 54). w_s = Widerstand von 1 g Blattsättigungsmasse (Formel S. 125). WD = Wassergehaltsdefizit in Prozenten des Sättigungsgewichts. O = mittlere Oberflächenentwicklung F/G_s in qcm/g.

	Zeit	C	z	v	F	G_s	w	w_s	WD
Anthyllis	0859	1,90	4,0	3,3	32,1	502,3	5,24	0,082	8,7
Vulneraria	1007	2,25	4,0	2,2	56,8	824,2	16,8	0,243	16,2
O = 67	1106	3,35	5,0	1,3	59,2	854,8	56,1	0,808	22,8
	1302	7,25	6,0	2,3	47,7	709,3	69,0	1,027	27,0
	1427	8,30	5,0	1,8	45,3	673,8	80,5	1,200	32,8
	1610	7,40	9,0	3,7	40,5	601,6	53,7	0,800	36,0
	1708	5,15	4,0	1,8	41,2	612,5	32,6	0,496	26,8
	0700								23,6
Salvia	0935	1,80	3,0	21,0	191,0	2450,3	3,50	0,046	7,7
pratensis	1035	2,85	3,5	26,0	147,2	1689,0	4,08	0,048	7,8
O = 85	1135	4,10	2,5	21,5	140,3	1546,0	4,91	0,055	5,7
	1334	7,80	2,0	26,3	166,0	1751,0	7,90	0,081	5,0
	1510	8,30	1,0	17,8	146,4	1694,0	5,27	0,059	9,3
	1646	5,80	1,5	11,9	106,7	1354,8	5,73	0,070	6,6
	1736	4,55	2,0	8,8	119,7	1444,0	8,90	0,104	3,0
	0700								8,0
Bromus erectus	0919	1,80	5,5	6,9	64,0	531,2	5,45	0,045	6,0
O = 115	1024	2,60	4,5	3,5	52,2	454,2	12,6	0,110	7,8
	1123	3,70	4,0	3,0	36,7	319,4	13,3	0,116	8,3
	1324	7,65	4,0	2,3	38,4	334,1	39,2	0,340	7,6
	1445	8,30	3,0	3,6	42,0	364,3	22,3	0,194	11,0
	1633	6,25	4,5	3,2	38,1	330,7	24,7	0,215	13,6
	1727	4,70	2,5	2,8	57,3	498,1	17,0	0,148	7,6
	0700								1,9
Daucus Carota	1000	2,10	3,5	17,7	126,0	1079,0	3,72	0,032	10,8
O = 119	1056	3,20	5,0	31,3	115,0	985,8	4,26	0,036	7,2
	1156	5,00	4,0	37,0	74,0	624,7	2,94	0,025	6,8
	1420	8,30	3,5	23,0	82,0	683,0	7,92	0,066	7,2
	1552	7,85	3,0	29,7	99,5	842,0	6,08	0,051	6,5
	1702	5,35	4,0	19,4	85,0	712,2	6,93	0,058	4,7
	1757	4,05	6,0	5,4	74,5	625,6	23,7	0,199	3,6
	0700								8,8

Tabelle 20 (Fortsetzung).

	Zeit	C	z	v	F	G_s	w	w_s	WD
Silene nutans	0906	1,85	3,0	3,5	29,0	402,5	3,39	0,045	13,7
O = 72	1013	2,40	3,0	2,4	32,0	440,7	6,93	0,087	16,4
	1113	3,50	2,5	1,4	35,3	487,8	16,2	0,224	15,9
	1309	7,40	6,0	3,9	28,0	388,8	24,5	0,340	17,6
	1434	8,30	4,0	3,6	30,6	423,8	21,7	0,301	19,6
	1621	6,90	4,0	2,3	25,4	351,2	22,5	0,311	15,8
	1714	5,05	5,5	2,7	27,1	375,0	19,7	0,274	11,6
	0700								11,2
Ranunculus	0911	1,85	4,5	4,4	61,2	809,0	8,23	0,109	22,2
bulbosus	1018	2,50	3,5	3,4	55,0	684,7	10,2	0,127	14,0
O = 79	1117	3,60	4,5	4,3	52,0	640,4	14,4	0,178	14,7
	1316	7,50	5,5	8,4	43,0	551,0	16,2	0,207	20,8
	1439	8,30	4,0	7,7	40,0	515,7	13,3	0,172	22,7
	1627	6,50	4,0	5,2	42,0	525,0	15,5	0,194	19,9
	1722	4,85	3,5	3,2	47,0	603,2	17,6	0,227	14,2
	0700								11,6
Medicago sativa	0927	1,80	4,5	7,2	65,5	595,0	5,24	0,048	23,4
O = 79	1031	2,75	2,5	6,9	84,5	768,0	6,09	0,055	21,2
(Lamina)	1129	3,90	2,5	6,9	77,0	700,0	8,0	0,073	22,1
	1329	7,75	2,5	6,8	80,0	725,0	17,4	0,158	26,8
	1505	8,30	3,0	7,1	63,7	580,0	17,2	0,157	28,3
	1639	6,00	4,5	4,6	43,7	397,0	18,9	0,172	27,0
	1731	4,65	4,5	1,8	43,2	389,0	35,7	0,320	20,5
	0700								15,6
Rubus	0939	1,80	2,0	5,9	85,2	1110,3	3,70	0,048	5,2
thyrsoideus	1040	2,95	2,0	7,0	84,7	1061,8	5,18	0,065	3,7
O = 79	1140	4,25	2,0	10,2	92,6	1165,3	5,42	0,071	3,7
	1353	8,10	3,0	21,6	91,0	1154,2	7,82	0,099	4,9
	1514	8,25	4,5	29,3	80,0	1010,8	7,80	0,099	4,5
	1649	5,70	2,0	10,5	97,0	1227,0	7,75	0,098	2,8
	1740	4,40	2,0	2,4	81,0	1033,8	21,2	0,269	2,1
	0700								10,6
Hippocrepis	0943	1,85	4,0	4,0	27,3	429,1	3,68	0,055	10,7
comosa	1045	3,05	3,0	1,7	20,1	317,3	7,83	0,124	9,7
O = 64	1144	4,40	5,0	2,3	22,1	348,6	15,6	0,245	8,0
	1359	8,15	3,5	4,4	26,5	417,8	13,1	0,209	8,3
	1537	8,10	6,0	9,5	19,5	306,8	7,69	0,121	8,9
	1652	5,60	2,5	1,8	26,0	409,2	14,9	0,235	7,9
	1744	4,35	3,5	1,1	22,5	354,0	22,1	0,347	6,1
	0700								5,9
Arrhenatherum	0950	1,90	4,0	8,5	54,6	355,9	3,49	0,023	4,9
elatius	1049	3,10	4,5	7,7	63,0	402,8	8,24	0,053	5,9
O = 160	1150	4,70	4,5	11,1	59,3	370,3	8,3	0,052	5,1
	1404	8,10	2,0	2,0	54,6	341,3	33,9	0,211	5,4
	1545	8,00	4,5	7,4	65,0	405,5	24,4	0,152	4,4
	1657	5,50	4,0	6,7	67,6	422,8	16,4	0,102	5,1
	1749	4,20	6,5	5,8	73,2	457,7	24,4	0,152	1,6
	0700								2,9

1. Die Gleichsetzung der *Blatt-Temperatur* mit irgendeiner Lufttemperatur ist im Freien nicht statthaft, vor allem nicht bei sonnebeschienenen Pflanzen (Abb. 17).

2. Abb. 18 zeigt, wie verschieden die Verdunstungsbedingungen in *bodennaher Luftschicht* und 1,5 m darüber sind. Sie zeigt aber auch, wie verschieden selbst die Evaporation bei besonnten und nichtbesonnten Objekten ist (selbst bei weißen Atmometerzylindern!).

3. *Atmometer* liefern meines Erachtens nur bestimmte Orientierungswerte für das Verdunstungsklima. Dem Ökologen können sie aber vielleicht (nach ausführlicher Prüfung) ein wertvolles Hilfsmittel werden zur Beurteilung der *Wind- und Turbulenzverhältnisse* der Luft (gute

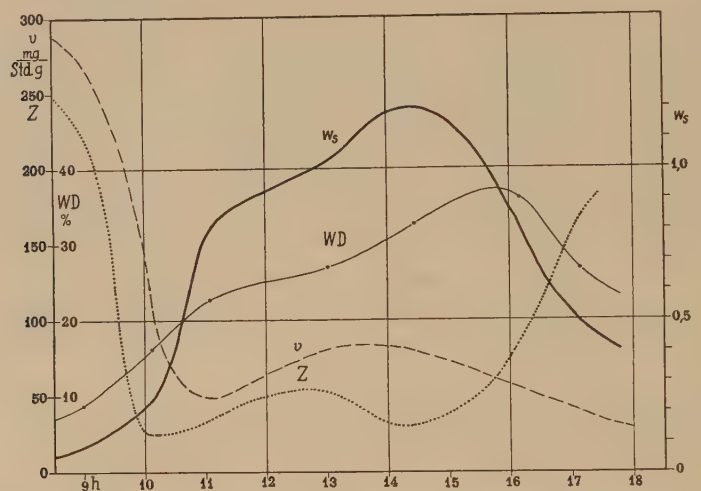

Abb. 19. *Anthyllis Vulneraria.* 10. 10. 31. Auf 1 g Sättigungsgewicht bezogene Kurven des Widerstandes w_s, der Transpiration v, des Zuflusses Z, des Wassergehaltsdefizits WD in Prozenten.

Übereinstimmung meiner Windschätzungsbeobachtungen mit der Evaporation!).

4. Wie wirksam Wind und Turbulenz sind, zeigt folgendes: Trotz der ganz verschiedenen Temperaturen und Sättigungsdefizite ist die absolute Feuchtigkeit in Bodennähe und 1,5 m darüber praktisch gleich (etwa 10 g/cbm). Das ist bei der doch beträchtlichen Verdunstung der Vegetationsdecke nur dann möglich, wenn die gegenseitige Durchmischung stets gut ist, aber doch nicht so rasch vor sich geht, daß die Erreichung größerer Temperaturunterschiede ausgeschlossen ist.

5. Bei den zehn untersuchten Arten ist im Mittel der *Zufluß gleich der Transpiration:* nachts bis frühmorgens; etwa 0930; etwa 1145; etwa 1445.

Zufluß kleiner als die Transpiration: *negative Bilanz:*

a) Frühmorgens bis 0930: offene Spalten, extremer werdende Bedingungen.

b) 1145 bis 1445: extreme Verdunstungsbedingungen, Zuflußschwierigkeiten.

Zufluß größer als die Transpiration: *positive Bilanz:*

a) 0930 bis 1145: Folge der ersten Widerstandserhöhung und Inbetriebsetzung kräftiger Wurzelsaugung.

b) 1445 bis nachts: Folge der Widerstandssteigerung und Abnahme der Schärfe der Verdunstungsbedingungen.

6. Bei *Zuflußschwierigkeiten* finden sich folgende Modifikationen:

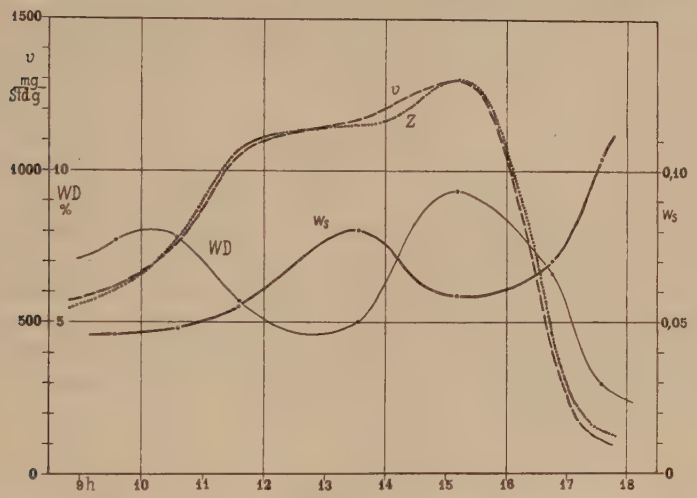

Abb. 20. *Salvia pratensis.* 10. 10. 31. Auf 1 g Sättigungsgewicht bezogene Kurven des Widerstandes w_s, der Transpiration v, des Zuflusses Z, des Wassergehaltsdefizits WD in Prozenten.

a) Trotz Widerstandserhöhung kein vormittaglicher Zuflußüberschuß.

b) Das Bilanzgleichgewicht stellt sich nachmittags später, etwa eine Stunde vor Sonnenuntergang, ein.

c) Folge davon: negative Bilanz von frühmorgens bis in den späten Nachmittag, hohe Defizite, Welken; positive Bilanz nur abends und nachts. Kleiner Assimilationsabschnitt in den frühen Morgenstunden. Beispiel: *Silene nutans* und besonders *Anthyllis Vulneraria.*

7. Überwiegend *photoaktive Spaltenreaktion* bei guter Wasserversorgung; starke Schließbewegung nach Sonnenuntergang bei *Daucus, Salvia, Medicago, Rubus, Hippocrepis, Arrhenatherum, Ranunculus.*

Starke *hydroaktive Schließbewegung* (Stålfelt 1929) bei schlechter Wasserversorgung; starke mittägliche Widerstandserhöhung bei *Anthyllis, Bromus, Silene, Hippocrepis, Arrhenatherum.*

8. Als Indizien für die *Schwierigkeit des Wasserversorgung* kann man hervorheben:

A. Wirkungen der schlechten Versorgung:

a) Das maximale Wassergehaltsdefizit steigt (D_m).

B. Reaktionen der Pflanze.

b) Die Tagesschwankung des Wassergehaltsdefizits wird größer, wenn die Pflanze nicht mehr genügend regulieren kann (d).

c) Der Maximalwiderstand der Pflanze wird hinaufgesetzt (w_{max}), sei es infolge vorübergehender oder dauernder Schwierigkeiten.

d) Der Minimalwiderstand (w_{min}) wird vermutlich nur bei dauernden Schwierigkeiten merklich erhöht, ist aber so sehr vom Licht abhängig und zugleich morphologisch bedingt, daß er an sich wenig aussagt.

Wenn man ein Maß, einen Index, für die Schwierigkeit der Wasserversorgung aufstellen will, berechnet man deshalb am besten das Produkt der Größen:

$$S = D_m \cdot d \cdot w_{max}.$$

9. In der folgenden Tabelle 21 sind für die nach S geordneten Arten zusammengestellt: die Minima und Maxima des Flächenwiderstandes w und des gewichtsbezogenen Widerstandes w_s zwischen 0900 und 1800; dabei sind die Minima gelegentlich etwas über die erste Morgenmessung hinaus extrapoliert; bei der Bestimmung der Maxima ist die abendliche Spaltenschlußwiderstandserhöhung nicht berücksichtigt. Ferner gibt die Tabelle die Extremwerte des Wassergehaltsdefizits WD und die Tagesamplitude d. Schließlich folgen noch der Quotient der extremen Flächenwiderstände w_{max}/w_{min} und der Index S.

Tabelle 21. Zusammenstellung: Arten aus dem *Brometum*-Bestand (10. 10. 31).

		w		w_s		WD		d	$\frac{w_{max}}{w_{min}}$	S
		Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.			
1	*Rubus thyrsoideus*	3,0	8,4	0,038	0,106	2,0	5,0	3,0	2,8	126
2	*Salvia pratensis*	3,4	7,9	0,044	0,081	2,0	9,0	7,0	2,3	497
3	*Daucus Carota*	2,7	7,4	0,023	0,062	3,5	11,0	7,5	2,7	610
4	*Hippocrepis comosa*	2,2	16,3	0,034	0,255	5,5	11,0	5,5	7,4	986
5	*Arrhenatherum el.*	2,4	33,5	0,015	0,210	1,0	6,0	5,0	14,0	1 000
6	*Ranunculus bulbosus*	7,9	16,4	0,100	0,208	13,5	23,0	9,5	2,1	3 580
7	*Silene nutans*	2,9	24,5	0,040	0,350	11,5	19,5	8,0	8,5	3 830
8	*Medicago sativa*	5,2	17,7	0,050	0,170	20,5	28,5	8,0	3,4	4 040
9	*Bromus erectus*	4,0	39,2	0,035	0,340	5,0	14,0	9,0	9,8	4 920
10	*Anthyllis Vulneraria*	4,4	80,5	0,065	1,200	8,5	36,5	28,0	18,3	82 200

Es lassen sich vier Gruppen unterscheiden:

A. Ohne alle Wasserversorgungsschwierigkeiten (Nr. 1).

B. Kleine, doch noch leicht überwundene Schwierigkeiten (Nr. 2—5).

C. Größere Schwierigkeiten, leichtes Welken (Nr. 6—9).

D. Sehr große Wasserversorgungsschwierigkeiten, starkes Welken (Nr. 10). Die Vergleichung der Indizes S setzt voraus, daß die Arten

in bezug auf die verwendeten Größen ähnlich eingestellt sind, was besonders bei ökologisch verschiedenen Artengruppen nicht der Fall zu sein braucht.

Die Bedingtheit des Quotienten w_{max}/w_{min} von SEYBOLD (1930, S. 302) geht aus dieser Darstellung zur Genüge hervor. Ohne systematische Untersuchungen ist der Schluß auf xeromorphe oder nichtxeromorphe Struktur nicht zwingend. Man wird doch *Arrhenatherum* nicht als xeromorpher bezeichnen als *Bromus*, obwohl w_{max}/w_{min} größer ist.

3. Tagesmessung im Fagetum-Bestand am 30. 6. 31.

Über das Wetter der Vorversuchstage entnehme ich meinen meteorologischen Beobachtungen folgende Angaben:

Datum, Juni	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.
Sonnenscheindauer/10 . . .	4	2	0	1	8	5	5	9
Regenmenge in Millimeter .	6,1	14,1	11,1	0	4,3	4,3	0	0

Somit sind die folgenden Messungen unter günstigen Wasserverhältnissen ausgeführt.

Die Versuche sind wie die besprochenen *Brometum*-Versuche angestellt worden. Die Blätter wurden hier aber während des Versuches am Blattstandort in früherer Stellung aufgestellt. Der Nachteil dieses Verfahrens besteht darin, daß die Dauer nicht beliebig verkürzt werden kann. Sie wurde deshalb ganz allgemein auf 5 Min. festgelegt. Bei den meist nicht maximal geöffneten Spalten und den gemäßigten Licht- und Verdunstungsbedingungen dürften in dieser Zeit starke Schließbewegungen kaum eingetreten sein. Die Konzentrationsdifferenzen für die

Tabelle 22.
Meteorologisch-klimatische Messungen im *Fagetum*-Bestand (30. 6. 31). Sonne schwach leuchtend 1630—1815, nachher wieder voll. Die Atmometerbeobachtungen sind hier ausgewertet in ccm/Std.

Zeit	Bewölkung /10	Wind m/sek	Luft 1,5 m		Atmometer		Bodennah		Bodentemperatur	
			Temp.	Feuchtes Therm.	Zeit	Evap. ccm/Std.	Temp.	R.F. %	2 cm	15 cm
0900	0	SO 1	18,7	15,2	0915	0,62	18,6	86,0	15,0	14,0
0930	0	SO 0—1	18,1	16,2	0952	0,45	19,0	80,0	15,2	14,1
1015	0	0	19,1	16,1	1037	0,59	20,0	76,5	15,2	14,1
1100	0	0	19,3	16,6	1130	0,91	19,0	81,5	—	—
1200	1	NW 1—2	21,0	17,7	1232	1,01	21,1	75,5	15,9	14,3
1304	2	NW 1	22,6	18,4	1334	1,24	21,7	79,5	16,3	14,5
1404	2	NW 1—2	23,3	18,1	1432	1,56	22,6	71,5	16,4	14,5
1500	3	NW 1—2	23,0	18,0	1530	1,54	22,4	72,5	16,3	14,5
1600	8	NW 1	23,3	17,9	1632	1,54	22,6	68,5	16,2	14,7
1704	8	NW 0—1	23,3	17,6	1732	1,34	23,1	64,5	16,2	14,7
1800	7	0	23,1	17,6	1828	0,72	22,6	66,0	15,3	14,7
1855	2	0	23,5	17,7			21,9	77,0	14,7	14,8
0615	0	—	15,4	13,9			15,5	88,0	14,5	14,0

Widerstandsberechnung wurden auf Grund korrigierter Polymeterbeobachtungen eingesetzt (10 cm über dem Boden). Eine Korrektion war

Tabelle 23. Zusammenstellung der Widerstands- und Wassergehaltsdefizitbestimmungen im *Fagetum*-Bestand am 30. 6. 31. Bezeichnungen wie in Tabelle 20.

	Zeit	C	z	v	F	G_s	w	w_s	WD
Fragaria vesca	0949	6,4	5,0	5,6	97,2	507,9	40,3	0,211	2,50
O = 217	1135	6,2	5,0	13,2	130,5	554,3	22,4	0,095	3,70
	1336	6,4	5,5	8,5	99,4	431,0	30,6	0,133	7,00
	1504	7,7	5,0	8,2	100,4	472,4	36,6	0,166	4,35
	1636	8,4	5,0	9,9	129,1	606,7	41,1	0,194	6,06
	1754	10,3	4,0	5,0	120,0	500,5	74,3	0,435	8,03
	0615								4,83
Hedera Helix	0952	6,6	5,0	4,9	85,6	675,0	41,8	0,330	1,70
O = 129	1142	6,4	5,0	4,5	77,8	597,9	40,5	0,311	3,35
	1340	6,5	6,0	5,4	67,6	545,2	36,3	0,293	2,86
	1506	7,7	5,0	4,9	50,4	382,1	29,6	0,235	2,43
	1638	8,6	5,0	1,9	62,6	518,5	106	0,880	2,66
	1812	10,2	5,0	1,5	62,3	440,0	159	1,12	2,49
	0615								1,48
Rubus serpens	1052	4,7	5,5	10,8	99,2	492,6	17,2	0,085	2,60
O = 169	1223	6,2	5,0	12,0	92,5	520,7	17,4	0,098	4,30
	1417	7,5	5,0	9,2	72,7	370,5	22,1	0,112	3,73
	1555	7,4	5,0	18,9	121,5	882,3	17,9	0,130	4,42
	1719	10,1	5,0	2,2	48,5	308,5	83,8	0,531	3,03
	0615								1,70
Viola	1056	4,7	5,0	6,6	34,3	194,3	8,8	0,050	3,10
silvestris	1230	5,9	5,0	5,2	31,2	192,1	12,9	0,080	4,70
O = 173	1426	7,6	5,0	6,2	34,1	197,1	15,5	0,090	4,04
	1602	7,4	5,0	3,8	28,2	139,0	20,6	0,102	2,75
	1726	10,1	5,0	2,4	25,6	165,2	40,4	0,261	2,27
	0615								2,08
Prenanthes	1103	4,7	5,0	5,7	53,1	253,8	15,8	0,076	1,65
purpurea	1232	5,8	5,0	11,7	51,5	233,6	9,4	0,042	1,70
O = 208	1427	7,6	5,0	8,9	60,0	265,2	19,1	0,084	2,34
	1604	7,4	5,0	10,5	56,4	280,9	14,9	0,074	2,56
	1728	10,2	5,0	11,2	61,8	319,8	23,1	0,120	2,06
	0615								1,97
Anemone	1110	4,8	5,0	5,5	58,7	490,0	18,5	0,155	1,30
Hepatica	1233	5,7	5,0	10,5	74,3	636,1	14,8	0,127	1,95
O = 122	1429	7,6	5,0	5,6	36,8	270,0	18,6	0,136	1,45
	1606	7,4	5,0	7,8	43,7	342,9	15,5	0,122	1,54
	1729	10,2	5,0	5,0	73,1	605,3	55,9	0,462	1,40
	0615								2,43
Abies alba	1113	4,9	7,0	10,1	91,0	1458,0	22,4	0,359	3,20
O = 63	1315	5,5	5,0	5,8	61,3	1060,3	21,2	0,368	4,80
	1436	7,6	5,0	5,5	36,1	569,4	18,6	0,293	5,62
	1613	7,6	5,0	3,1	79,1	1204,9	72,8	1,11	5,30
	1737	10,2	5,0	1,0	48,6	754,0	186	3,89	3,88
	0615								4,31

Tabelle 23 (Fortsetzung).

	Zeit	C	z	v	F	G_s	w	w_s	WD
Ilex	1122	5,2	5,0	4,1	33,0	512,0	15,1	0,236	1,95
Aquifolium	1317	5,6	5,0	4,3	36,1	490,0	17,2	0,233	3,00
O = 70	1438	7,7	5,0	1,5	41,4	592,1	79,0	1,13	2,06
	1614	7,6	5,0	0,7	35,1	517,4	142	2,10	1,89
	1739	10,2	6,0	0,6	29,9	383,1	229	2,92	2,14
	0615								2,07
Picea excelsa	1124	5,3	5,0	3,7	41,0	932,0	21,3	0,485	4,70
O = 44	1319	5,6	5,0	1,0	53,0	1197,3	108,5	2,45	4,40
	1439	7,7	5,0	1,5	26,7	607,3	51,0	1,16	4,81
	1616	7,6	5,0	1,5	69,2	1570,4	131	2,99	5,27
	1741	10,3	6,0	1,3	50,2	1140,3	179	4,06	5,61
	0615								3,54
Polygonatum	0956	6,7	5,0	8,5	90,8	646,3	25,9	0,185	1,60
multiflorum	1145	6,5	5,0	4,8	45,0	341,1	22,3	0,170	3,00
O = 140	1343	6,6	5,0	7,2	44,0	317,3	15,0	0,108	1,58
	1507	7,7	5,0	12,0	45,7	380,6	11,0	0,092	1,76
	1639	8,5	5,0	5,2	41,1	278,6	25,2	0,171	3,01
	1814	10,0	5,0	1,1	43,9	302,4	150	1,03	1,22
	0615								4,58
Asperula odorata	0959	6,8	5,5	5,2	52,1	397,9	27,2	0,208	1,04
O = 123	1148	6,5	5,5	8,0	39,5	293,0	12,9	0,096	1,70
	1344	6,6	5,0	16,0	31,0	217,0	4,8	0,033	2,80
	1503	7,7	10,0	4,3	41,8	341,6	56,1	0,458	2,49
	1640	8,6	5,0	3,5	56,2	422,5	51,7	0,389	1,49
	1815	10,2	5,0	2,0	56,9	393,1	109	0,751	1,17
	0615								0,71
Brachypodium	1007	6,9	5,5	4,8	37,0	197,4	21,2	0,113	3,30
silvaticum	1157	6,5	5,0	2,2	36,3	206,9	39,3	0,223	2,70
O = 190	1352	7,0	5,0	4,9	34,1	171,6	18,1	0,091	2,10
	1515	7,6	5,0	8,4	43,5	247,6	14,8	0,084	1,30
	1652	9,2	5,3	4,6	24,7	112,0	19,8	0,089	1,75
	1822	10,1	5,0	2,6	20,2	109,9	29,6	0,160	2,27
	0615								1,85
Carex silvatica	1009	6,9	5,0	3,4	23,0	206,1	16,9	0,151	1,80
O = 148	1159	6,5	5,0	3,3	23,8	150,9	17,1	0,109	2,60
	1354	7,1	5,0	3,2	22,1	117,9	18,2	0,097	3,05
	1517	7,6	5,0	4,3	24,0	158,6	15,9	0,105	2,27
	1654	9,3	5,0	4,0	22,6	142,7	19,7	0,124	2,80
	1824	10,0	5,5	2,2	19,9	131,8	37,4	0,247	2,20
	0615								5,52
Melica nutans	1011	6,9	5,0	1,3	23,0	77,9	50,7	0,150	2,05
O = 268	1200	6,5	5,0	4,0	19,0	78,3	11,3	0,047	2,40
	1355	7,1	5,0	2,8	16,8	58,8	15,9	0,056	2,04
	1518	7,6	5,0	2,6	13,7	54,3	15,0	0,060	1,50
	1656	9,3	5,0	3,6	14,3	57,3	13,9	0,055	1,22
	1825	10,0	5,0	1,3	13,5	48,0	38,9	0,139	1,40
	0615								1,69

Tabelle 23 (Fortsetzung).

	Zeit	C	z	v	F	G_s	w	w_s	WD
Fagus silvatica O = 263	1042	5,9	5,0	2,8	104,4	364,6	79,8	0,280	4,60
	1220	6,5	5,0	4,3	166,5	646,5	92,1	0,357	3,45
	1414	8,5	4,5	3,0	114,7	412,0	109	0,390	4,22
	1552	8,8	5,0	3,7	118,4	474,0	105,4	0,423	4,67
	1717	10,5	5,0	2,6	111,8	408,3	169	0,619	3,91
	1834	9,5	6,0	2,0	93,8	392,0	201	0,839	—
	0615								2,41
Mercurialis perennis O = 169	1049	4,7	5,0	3,0	36,4	235,8	20,7	0,134	1,16
	1222	6,2	5,0	4,1	37,2	236,0	20,6	0,132	0,92
	1416	7,5	5,0	6,4	41,6	260,2	18,1	0,113	1,72
	1554	7,4	5,0	4,9	32,1	194,3	17,9	0,100	1,54
	1718	10,0	5,0	2,5	35,9	225,2	53,8	0,337	1,01
	0615								0,91

möglich infolge von Parallelmessungen mit Polymeter und Psychrometer in 1,5 m Höhe.

Als Blatt-Temperatur wurde die Lufttemperatur eingesetzt. Die 26 Blatt-Temperaturmessungen zeigten allerdings nicht immer volle Übereinstimmung. Die erwartete Unterlufttemperatur (infolge von Verdunstungsabkühlung) zeigte sich nicht. Die Blätter waren schon allein infolge des diffusen Lichtes auf Lufttemperatur oder bis zu etwa 1^0 darüber erwärmt; Blätter, die in den wandernden Sonnenflecken standen, waren bis zu 3^0 wärmer als „beschattete" und wurden nicht zu Versuchen herangezogen.

Die wesentlichen Messungen sind in den Tabellen 22 und 23 wiedergegeben. Auf eine ausführliche graphische Darstellung wird verzichtet. Einige für die spezielle Auswertung verwendete Kurven sind in Abb. 21 und 22 dargestellt.

Ergebnisse. Diese Tagesmessung ist vor allem zur Bilanzuntersuchung ausgewertet worden:

1. Sie ist von erhöhtem Interesse für die *Methodik der Bilanzuntersuchung*, weil die Brauchbarkeit der Stockerschen Methode der Wassergehaltsdefizitbestimmung klar dargelegt werden kann:

a) Die Stockersche Methode gibt selbst die außerordentlich kleinen Wassergehaltsdefizite (WD) der Waldpflanzen mit aller wünschenswerten Schärfe wieder. Sogar Schwankungen von wenigen Zehntel-Prozenten (z. B. *Mercurialis*) ergeben Tageskurven, die mit denjenigen mehrprozentiger Schwankungen bei anderen Arten zeitlich so weitgehend übereinstimmen, daß an der Richtigkeit selbst dieser Zehntel-Prozentdifferenzen nicht gezweifelt werden kann.

b) Daraus ziehe ich den Schluß, daß auch die Morgen- und die absoluten Werte überhaupt nicht mehr ernstlich zu bezweifeln sind.

c) Solange die Beziehung des Wassergehalts auf das Trockengewicht nicht gleich gute Übereinstimmung bei so kleinen Defiziten und so geringen

Blattfrischgewichten (selten über 1 g, häufig unter 0,5 g) ergibt, halte ich eine Prüfung der Werte der Aufsättigungsmethode durch trockengewichtsbezogene Wassergehaltswerte für unzulässig. Das Trockengewicht bildet ein Maß, das durch seine Kleinheit und Schwankung (Hygroskopizität) recht unsicher ist.

2. Die *Wassergehaltsschwankung* des Tages betrug bei den 16 untersuchten Waldpflanzen (an einem einzigen, gar nicht extremen Versuchstag) 0,9—5,5% des Sättigungsgewichts. Die absoluten Werte schwankten zwischen 0,7 und 8,0%. Diese Befunde dürften das Ergebnis von

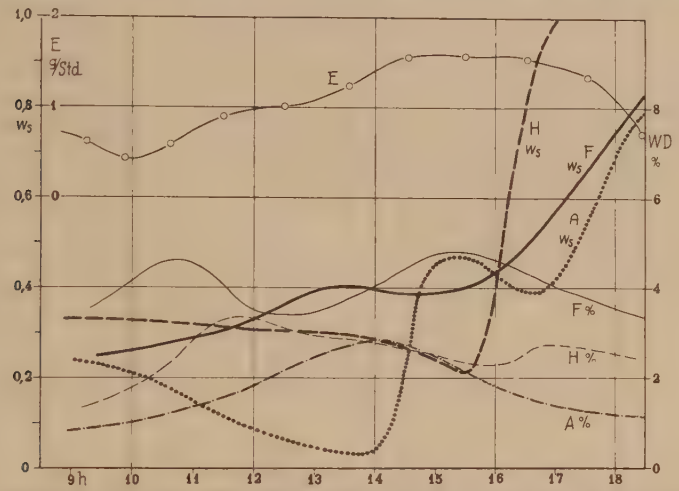

Abb. 21. *Fagetum.* 30. 6. 31. Widerstandskurven w_s (dicke Linien) und Wassergehaltsdefizitkurven WD in Prozenten (dünne Linien) für *Fagus silvatica* F (2 m über dem Boden), *Hedera Helix* H und *Asperula odorata* A. Oben ist die Evaporation E eines Livingston-Atmometers eingetragen.

Yapp und Mason (Maximov 1929, Fußnote von Yapp, S. 226 [maximales Defizit 2,77%, Mittel 1,01%]) eher erweitern, als daß ein Widerspruch zu ihnen bestände.

3. Eine vergleichende Analyse der WD-Kurven aller untersuchten Arten zeigt.

a) Als Ursachen einer Bilanzveränderung kommen nur in Frage veränderte Verdunstungsbedingungen (in beschränkten Grenzen an der Evaporation meßbar), Widerstandsänderung, Zuflußänderung.

b) Ein Ansteigen des Wassergehaltsdefizits ist bei gleichbleibendem oder steigendem Widerstand und steigender Evaporation im allgemeinen als *Evaporationswirkung* zu deuten (Beispiel: *Hedera*, Abb. 21, 0952 bis 1142; *Rubus* 1052—1223; *Fagus* 1414—1552 usw.). Bei steigendem oder gleichbleibendem Widerstand und gleichbleibender oder abnehmender Evaporation wird man aber auf vorübergehende *Zuflußschwierigkeiten* schließen müssen (*Fagus*, Abb. 21, vor 1042; *Fragaria*, Abb. 22,

1504—1636; *Brachypodium* 1515—1832). Bleibt aber die Evaporation fast konstant, während der Widerstand stark abnimmt, so muß die Defiziterhöhung durch die *Widerstandsabnahme* bedingt sein (*Fragaria*, 0949—1135).

Ein Sinken des Wassergehaltsdefizits kommt bei gleichbleibender oder steigender Evaporation oft fast ausschließlich durch *Widerstandserhöhung* zustande (*Asperula*, Abb. 21, 1344—1503; *Ilex* 1317—1438; *Picea* 1124 bis 1319). Sie muß aber durch *Zuflußsteigerung* erklärt werden, wenn zu gleicher Zeit die Evaporation zu-, der Widerstand abnimmt oder

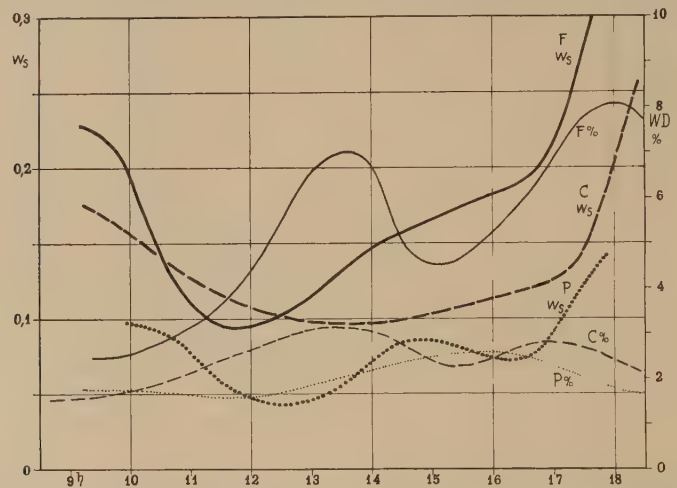

Abb. 22. Wie Abb. 21. F *Fragaria vesca*; C *Carex silvatica*; P *Prenanthes purpurea*.

gleichbleibt (*Hedera*, Abb. 21, 1142—1340; *Polygonatum* 1145—1343; *Melica* 1200—1656). Denkbar wäre auch noch die alleinige Wirkung einer *Evaporationsverminderung*, doch ist sie infolge der gegen Abend gleichzeitigen Widerstandserhöhung in keinem Beispiel allein aufgetreten.

4. Auf Grund dieser Analyse können wir den *Tagesgang des WD* der untersuchten Arten etwa folgendermaßen beschreiben: Alle Arten zeigen ein Ansteigen des WD in den Tagesstunden. Meist kommen zwei Kurvengipfel zur Ausbildung, der erste zwischen 1100 und 1300, der zweite zwischen 1500 und 1800. Der erste Anstieg kommt allgemein durch Evaporationssteigerung zustande, ist aber sehr häufig mit einer Widerstandsverminderung, selten mit Zuflußschwierigkeiten verbunden. Das Absinken ist bald ausgesprochen durch Zuflußsteigerung, bald durch Widerstandserhöhung, gelegentlich auch durch beide bedingt. Der zweite Anstieg ist durch weitere Evaporationssteigerung bei ungenügend nachfolgendem oder gar gehemmtem Zufluß zu erklären. Das Absinken in den Abendstunden ist eine offensichtliche Folge der Widerstandserhöhung

(und des abendlichen Spaltenschlusses), wird aber von der Evaporationsverminderung unterstützt.

In zwei Fällen *(Abies, Prenanthes)* wurde ein Zusammenfallen der zwei Gipfel zu einem einzigen festgestellt, in zwei weiteren Fällen *(Viola, Asperula)* die Unterdrückung des zweiten Gipfels beobachtet (bei *Viola* durch stark gesteigerten Zufluß, bei *Asperula* durch starke nachmittägliche Widerstandserhöhung).

Bei *Abies, Prenanthes, Carex, Fragaria, Polygonatum, Anemone, Ilex* zeigt das erhöhte Morgen-WD einen weiteren Gipfel des WD in den frühen Morgenstunden an, der bei den übrigen Arten vollständig zu fehlen scheint.

5. Beim Betrachten dieser Erscheinungen erhält man den Eindruck, daß sie eine Folge einer gewissen *Unabhängigkeit und Trägheit* der Reaktionssysteme (Widerstand und Zufluß) des Pflanzenkörpers sind. Man ist deshalb versucht, die genannten WD-Schwankungen als etwas ganz anderes aufzufassen als diejenigen des *Brometum*-Bestandes. Da aber in beiden Fällen die photoaktive Öffnungskomponente sehr stark beteiligt ist, und da sehr schwer zu bestimmen ist, wann der Boden zuflußhemmend in das Getriebe eingreift, halte ich die WD der gut bewässerten

Tabelle 24.
Zusammenstellung: Arten aus dem *Fagetum*-Bestand (30. 6. 31).

		W		W_s		WD		d	$\frac{W_{max}}{W_{min}}$	S
		Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.			
1	*Mercurialis perennis*	17,2	21,5	0,108	0,135	0,9	1,8	0,9	1,25	35
2	*Prenanthes purpurea*	8,5	17,0	0,041	0,082	1,6	2,6	1,0	2,0	43
3	*Ilex Aquifolium*	10,0	17,5	0,100	0,25	1,3	2,4	1,1	1,8	46
4	*Anemone Hepatica*	14,0	19,5	0,115	0,160	1,3	2,4	1,1	1,4	51
5	*Melica nutans*	11,3	45,0	0,042	0,168	1,2	2,4	1,2	4,0	129
6	*Viola silvestris*	6,2	15,9	0,036	0,092	2,1	4,9	2,8	2,6	218
7	*Rubus serpens*	11,3	22	0,067	0,130	1,7	4,3	2,6	1,9	246
8	*Hedera Helix*	27	44	0,21	0,34	1,5	3,3	1,8	1,6	259
9	*Brachypodium silvat.*	15,6	42,7	0,082	0,225	1,3	3,3	2,0	2,7	282
10	*Abies alba*	10,1	22,0	0,160	0,35	3,2	5,7	2,5	2,2	313
11	*Asperula odorata*	3,7	60	0,030	0,49	0,7	2,8	2,1	16,2	352
12	*Polygonatum mult.*	14	28	0,100	0,20	1,0	4,5	3,5	2,0	423
13	*Fagus silvatica*	58	76	0,22	0,38	2,4	4,7	2,3	1,7	424
14	*Carex silvatica*	14,5	23,7	0,098	0,160	1,8	5,5	3,7	1,6	483
15	*Picea excelsa*	11	110	0,25	2,50	3,5	5,5	2,0	10,0	1180
16	*Fragaria vesca*	17,4	50	0,080	0,23	2,5	8,0	5,5	2,9	2200

Waldpflanzen als qualitativ den WD der Trockenmatte gleichwertig und berechne den in Tabelle 21 eingeführten Index S der Wasserversorgungsschwierigkeit auch hier. Für den Vergleich dieser S-Werte mit denjenigen des *Brometum*-Bestandes ist die Beobachtung einzelner leicht angewelkter Blätter von *Fragaria* (an den gleichen Stöcken und an anderen!) am folgenden Tage (späte Nachmittagsstunde) interessant.

4. Tagesmessung im Bestand der Fettmatte am 30. 7. 31.

Zwei Tage vorher war ausgiebiger Regen gefallen (26 mm), so daß die Wasserversorgung als gut bezeichnet werden kann. Die Transpirationsversuche dauerten hier fast ausnahmslos 3 Min., da die Widerstände aller 15 Arten gleichmäßig und klein waren. Die Blätter wurden wie im *Fagetum*-Bestand frei an ihrem Wuchsort transpirieren gelassen. Zur Ermittlung der Konzentrationsdifferenz wurden systematisch durchgeführte Temperaturmessungen an den Blättern dreier Arten benützt;

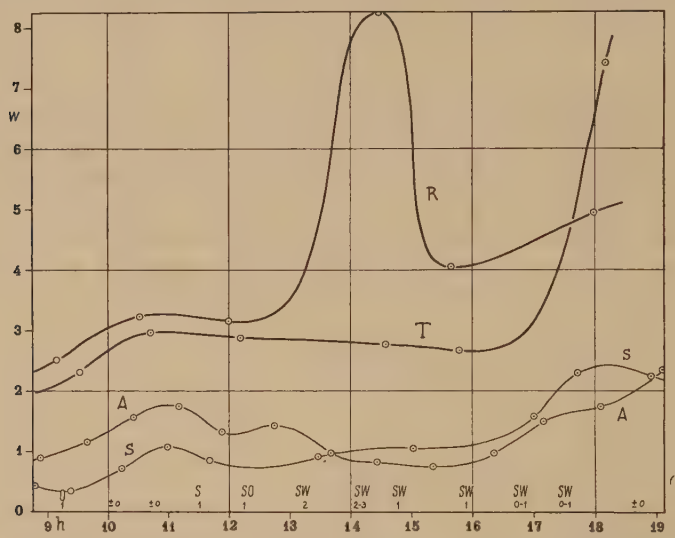

Abb. 23. Blattwiderstand, Evaporimeterwiderstand und Wind im Freien. Fettmatte, 30. 7. 31. R *Ranunculus acer*; T *Trifolium pratense*; S Schale (Durchmesser 6,87 cm, Höhe 7 mm, randvoll); A Livingston-Zylinder-Atmometer (verdunstende Oberfläche 65 qcm). Am unteren Rand schätzungsweise Angaben der Windrichtung und Windgeschwindigkeit in m/sek.

daraus wurde die Kurve des mittleren Blattsättigungsdruckes konstruiert. Dieses Verfahren ist das mindeste, was bei Versuchen in voller Sonne getan werden muß; es kommt der Wirklichkeit schon ordentlich nahe.

Auf eine volle Wiedergabe der Tabellen wird hier verzichtet. Neben der zusammenfassenden Tabelle 25 soll nur auf einen interessanten Punkt hingewiesen werden, der in Abb. 23 dargestellt ist. Parallel zu den Transpirationsmessungen wurden Evaporimetermessungen durchgeführt im Sinne der auf S. 138 gemachten Bemerkung, wonach Atmometer zur Beurteilung der Wind- und Turbulenzverhältnisse der Luft herangezogen werden können. Die Aluminiumschale, die bei den Verdunstungsversuchen so oft verwendet wurde, diente als freie Wasserfläche von mittlerer Blattgröße (37 qcm). Sie wurde von Zeit zu Zeit zu einem 7-Minutenversuch in Vegetationshöhe gebracht; vor und nach jeder Wägung wurde

die Wassertemperatur gemessen, so daß alle nötigen Größen zur Widerstandsbestimmung vorhanden waren, die deshalb um so interessanter war, weil die Widerstandswerte für „Ruhe" aus meinen Verdunstungsmessungen (vgl. Abb. 2 und 3) bekannt waren. Wie Abb. 23 zeigt (Kurve S), wurde der Ruhewert von etwa 3—4,5 CGS überhaupt nie erreicht; der Widerstand war fast durchwegs 2—10mal kleiner. Bemerkenswert ist die Übereinstimmung mit den schätzungsweisen Windbeobachtungen.

Gleichzeitig wurde ein abgeschattetes Livingston-Zylinderatmometer abgelesen, das zum Unterschied von den anderen Tagesmessungen mit einem Quecksilberthermometer versehen war, dessen Gefäß in die Mitte des verdunstenden Zylinderteils hineinragte. Wenn man annimmt, daß die gemessene und für die Konzentrationsdifferenzberechnung verwendete Wassertemperatur im Zylinder in den Vormittagsstunden bei zunehmender Temperatur etwas unter der nur thermoelektrisch meßbaren Temperatur der Verdunstungsoberfläche lag, in den Nachmittagsstunden bei abnehmender Temperatur eher darüber, so fallen die Konzentrationsdifferenzen und damit die Widerstände vormittags eher zu klein, nachmittags zu groß aus. Diese Überlegung zeigt uns, daß die systematische Abweichung der Atmometerwiderstandskurve (Abb. 23 *A*) von derjenigen der freien Wasserfläche nicht auf methodisch fehlerhafter Temperaturmessung beruhen kann. Ich schreibe die Ursache des verschiedenen Verlaufs dem Umstande zu, daß die aufsteigenden Wärmekonvektionen des Bodens (auch der Wind) auf die senkrechte zylindrische Verdunstungsfläche stärker einwirken als auf die waagrechte. Das Widerstandsverhältnis Schale/Atmometer schwankte in diesem einzigen Tagesversuch zwischen 0,35 und 1,45, was als Beitrag zur Kritik der Evaporimeterverwendung festgestellt sei. Es ist leicht einzusehen, daß die Schwankung noch größer werden kann, wenn man die Unterschiede in der Konzentrationsdifferenz nicht durch Widerstandsberechnung ausschaltet und die Verdunstungsstromstärken vergleicht, daß zudem auch gewisse Windeinflußdifferenzen durch die Sättigungskonzentration verwischt oder gar überkompensiert werden können.

Trotz allen Einwänden gegen die „relative Transpiration" können aber Evaporimeterwiderstandskurven eine gewisse Erklärung für Blattwiderstandskurven liefern. Die Kurven für *Ranunculus acer* und *Trifolium pratense* in Abb. 23 zeigen eine so auffallend ähnliche Gangtendenz mit den Evaporimeterkurven, daß man mindestens deren leichte Änderungen nicht unbesehen als Folgen einer Stomatarегulation hinstellen darf. Da man nach den Darlegungen auf S. 94/95 wenigstens für weit geöffnete Spalten (und sehr kleine Widerstände wie die vorliegenden) wieder starke Transpirationsförderung durch Wind annehmen muß, ist eine derartige Korrelation sicher zu erwarten. Eine andere Tatsache zwingt mich aber dazu, diese Erscheinung hier als bestehend und nicht

nur scheinbar anzunehmen[1]. Nach eingehenden Untersuchungen wurde auf S. 99 festgestellt, daß der Minimalwiderstand bei *Ranunculus acer* praktisch nicht unter etwa 7,0 CGS sinkt. Außer bei der nachmittäglichen und offensichtlich regulatorischen Widerstandserhöhung liegen in Abb. 23 alle Widerstandswerte wesentlich darunter. Ich halte mich zum Schluß berechtigt, daß das nur als Windwirkung zu erklären ist. Dann ist aber eine gewisse Korrelation mit den Evaporimeterwiderstandswerten selbstverständlich. Eine befriedigende Berücksichtigung durch die „relative Transpiration" ist aber ausgeschlossen.

Mit vollem Recht wird man diese Tatsachen gegen die beliebige Verwendung der Widerstandsformel ins Feld führen. Gegen die Widerstandsformel überhaupt können aber diese Tatsachen nicht gedeutet werden. Man muß vielmehr die Methodik danach richten. Man muß aber nach dem Zweck der Widerstandsmessung auch scharf scheiden zwischen physiologischer und ökologischer Widerstandsuntersuchung. Die *physiologische* Widerstandsuntersuchung verfolgt den Zweck, die Verschiedenheiten der Außenfaktoren gänzlich zu eliminieren, um die Einstellung, die Reaktion der Pflanze auf die herrschenden Wasseraustauschverhältnisse kennenzulernen. Das kann mit der Widerstandsformel nur geschehen im geschlossenen Laboratorium oder in einem genügend großen und winddichten Waagekasten. Die *ökologische* Widerstandsmessung aber (so wie ich sie auf verschiedene Weise durchgeführt habe) bezweckt eine erste Orientierung über diese Einstellung, hat aber darüber hinaus in der exakten experimentellen Ökologie einen Platz, dort nämlich, wo es sich darum handelt, in Verbindung mit der physiologischen Widerstandsmessung die Windwirkung auf die Transpiration in freier Natur messend zu verfolgen (wie es eben angenähert für *Ranunculus acer* geschehen ist). Deshalb sollten in Zukunft bei eigentlichen Transpirationsuntersuchungen neben der bisherigen Messung der Transpirationsstärke am Blattstandort die ökologische und die physiologische Widerstandsmessung durchgeführt werden; die ökologische erfordert eine gleichzeitige Messung der Blatt-Temperatur und Luftfeuchtigkeitsverhältnisse, die physiologische im allgemeinen eine sofort nachher an anderen Blättern ausgeführte Transpirationsbestimmung im Laboratorium mit denselben Nebenmessungen (wenn nicht dasselbe Blatt bei außerordentlich kurzfristigen Messungen verwendet werden kann, was ja vorzuziehen wäre).

Die Untersuchung der Wassergehaltsdefizite ergibt bei den geprüften Fettmattearten eine zweigipfelige Kurve mit einer Einsenkung zwischen 12 Uhr und 15 Uhr. Die Widerstandskurve zeigt ausgesprochene und

[1] Ähnliche Kurvenvergleiche werden in der Biologie oft viel zu unkritisch, rein gefühlsmäßig aus einer vorgefaßten Ansicht heraus durchgeführt. Die schönste Korrelation bedeutet noch lange nicht immer gegenseitige Bedingtheit (gute Beispiele im schlechten Sinn bei Mittmeyer 1931).

steil ansteigende Gipfel um 14 Uhr herum bei *Ranunculus acer*, *Plantago lanceolata* und *maior*, *Taraxacum officinale*, *Medicago sativa* (die wie *Foeniculum* keine Fettmatteart ist), *Rumex obtusifolius*, *Galium Mollugo*. Das gleichzeitig gemessene *Foeniculum vulgare* lieferte den kleinsten bei meinen Messungen überhaupt festgestellten Flächenwiderstand von $w = 0{,}79$ CGS (bei der natürlich nicht gerade leicht zu ermittelnden Oberflächenentwicklung von $O = 44$ qcm/g). Nach den Messungen Vassiljevs (1931) in der Sandwüste Kara-Kum berechnet sich der minimale

Tabelle 25.
Zusammenstellung: Arten aus dem Bestand der Fettmatte (30. 7. 31). Nr. 2, 9, 14, 15 sind nicht für die Fettmatte charakteristisch.

		w		w_s		WD		d	$\frac{w_{max}}{w_{min}}$	S
		Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.			
1	*Heracleum Sphondylium*	2,3	5,3	0,025	0,056	3,8	5,8	2,0	2,2	61
2	*Foeniculum vulgare*	0,79	1,8	0,018	0,041	3,0	7,9	4,9	2,3	70
3	*Taraxacum officinale*	2,5	6,6	0,022	0,058	2,8	6,4	3,6	2,6	152
4	*Dactylis glomerata*	2,4	6,7	0,019	0,054	2,4	6,5	4,1	2,8	178
5	*Chaerophyllum aureum*	1,7	4,6	0,013	0,035	2,5	7,7	5,2	2,7	184
6	*Chaerefolium silvestre*	1,9	5,5	0,017	0,049	1,5	7,5	6,0	2,9	248
7	*Arrhenatherum elatius*	2,9	8,7	0,016	0,048	1,5	7,7	6,2	3,0	301
8	*Ranunculus acer*	2,3	8,4	0,026	0,093	4,0	8,8	4,8	3,6	355
9	*Plantago lanceolata*	1,8	8,6	0,020	0,096	1,5	7,7	6,2	4,8	411
10	*Rumex obtusifolius*	2,8	9,1	0,028	0,090	3,3	9,4	6,1	3,2	521
11	*Galium Mollugo*	2,9	7,7	0,034	0,089	11,0	16,3	5,3	2,6	665
12	*Trifolium pratense*	1,7	3,1	0,018	0,032	5,2	19,5	14,3	1,8	865
13	*Trifolium repens*	2,0	5,3	0,021	0,056	7,0	20,7	13,7	2,7	1500
14	*Plantago maior*	1,6	5,8	0,018	0,066	2,0	18,4	16,4	3,7	1750
15	*Medicago sativa*	4,0	9,3	0,070	0,164	12,0	26,7	14,7	2,3	3650

Widerstandswert für *Smirnovia turkestana* (7 Uhr morgens) zu $w = 0{,}30$ bis 0,48, mit einer gewissen Unsicherheit wegen fehlenden Blatt-Temperaturangaben (zudem bei einer Windstärke von 3 m/sek). Andere Extremwerte sind in Tabelle 25 zu finden.

5. *Schlußbetrachtung.*

Es ist wohl eine Begleiterscheinung jedes größeren und allgemeinen Ideenstreits, daß ein großes Problem von einzelnen Untersuchern auf Grund einer unbegründeten vorgefaßten Meinung durch jedes noch so schwächliche Argument einer Lösung entgegengeführt werden soll. Nicht anders ist es beim Streit um das Xerophytenproblem. Nachdem man die zeitweise stärkere Transpiration der Xerophyten an ihrem Standort nicht mehr länger bezweifeln konnte, warf man auf der einen Seite die Idee einer Wasserabgabehemmung über Bord. Auf der anderen Seite sah man sich logischerweise dazu nicht veranlaßt, sondern suchte nach Mitteln, die morphologisch-physiologische Einstellung der Pflanze gesondert zu erfassen. Der Begriff der Hemmung, des Widerstandes, verlangte

eine physikalische Definition, die heute im Begriff ist, sich in einer Widerstandsformel zu kristallisieren. Angesichts dieses Zustandes dürfen die wenigen bis jetzt vorliegenden Widerstandsbestimmungen noch nicht zur Lösung des Xerophytenproblems herangezogen werden. Viele, kritische Messungen sind noch nötig; sie müssen durchgeführt werden; denn der Fortschritt der ökologischen Transpirationsforschung kann nur da liegen, wo systematisch auf die *morphologisch-physiologische Komponente* eingegangen wird.

Aus diesen Gründen sehe ich von einer Auswertung meiner typischen, aber doch zu spärlichen Messungen im Sinne des einen oder anderen Xerophytenproblemstandpunktes ab, sehe mich vielmehr dazu veranlaßt, auf die Möglichkeit hinzuweisen, die festgestellten Gesellschaftsunterschiede rein *kausal-physiologisch* zu erklären. Der Spaltöffnungszustand (und damit im wesentlichen auch der Widerstand) wird bekanntlich zur Hauptsache durch Licht und Wasser bestimmt. Darum ist es gar nicht verwunderlich, wenn die untersuchten *Fagetum*-Arten (gute Wasserversorgung, aber schwaches Licht) einen mittleren minimalen Flächenwiderstand von 15,6 CGS aufweisen, während er bei den *Brometum*-Arten 4,0 (schlechte Wasserversorgung, viel Licht) und bei den Fettmattearten 2,2 (gute Wasserversorgung, viel Licht) beträgt. Ähnlich verhalten sich die mittleren Maximalwiderstände: *Fagetum* 38,4; *Brometum* 24,3; Fettmatte 6,6. Diese Maximalwiderstände müssen logischerweise die Wirkung der Wasserversorgung besser zum Ausdruck bringen. Ganz entsprechend liegen die Verhältnisse bei den Wassergehaltsdefiziten: Stärkere und länger dauernde Insolation und schwierigere Wasserversorgung erhöhen die Defizite und ihre Tagesamplitude (mittlere Minima und Maxima: *Brometum* 8,0—17,5%; Fettmatte 3,7—11,0%; *Fagetum* 1,75—4,0%). Meine ökologischen Befunde sind also vorläufig selbst unter der Annahme vollständig befriedigend zu erklären, daß die theoretischen Minimalwiderstände aller geprüften Arten gleich sind. Es hat den Anschein, daß diese Annahme in erster grober Annäherung richtig ist. Ich bin allerdings der Ansicht, daß für die Minimalwiderstände einmal ein ähnliches Gesetz gefunden werden kann, wie ich es im letzten Abschnitt für die Welkwiderstände darlegen werde.

V. Wassergehaltsdefizite als Standortsindizes.

In Ergänzung zu meinen Bemerkungen über das Wassergehaltsdefizit (besonders S. 120) seien einige interessante ökologische Bestimmungen mitgeteilt, die die Brauchbarkeit und Wichtigkeit dieser Größe noch besser hervorheben helfen.

Daß man bei Ausführung solcher Meßreihen unter den verschiedensten Witterungsverhältnissen die Wassergehaltsdefizite als phytometrische Indizes verwenden kann, geht aus diesen Tabellen klar hervor. Aus der letzten Tabelle folgt als Mittel für die Waldpflanzen ein Defizit von

6,0%, für das Trockengebüsch 13,6%, für die Pflanzen aus dem *Brometum*-Bestand 18,0%.

Tabelle 25.

Wassergehaltsdefizite der gleichen Art an verschiedenen Standorten während einer Trockenperiode am 17. 5. 31 um 11 Uhr 30 Min.

Alle Standorte am Südhang meines Untersuchungsgebietes: Standort St. 1: oben am Hang. St. 2: in $^2/_3$ der Höhe. St. 3: in $^1/_3$ der Höhe. St. 4: unten am Hang. St. 5: vorgelagterte Ebene. Höhenunterschied zwischen 1 und 5 etwa 30 m.

Standort	1	2	3	4	5
Salvia pratensis	12,9	6,7	7,0	6,7	6,9
Medicago sativa	18,0	34,2	18,8	15,2	16,5
Plantago lanceolata	25,3	20,2	15,8	9,8	10,5
Dactylis glomerata	29,0	25,9	11,8	6,0	8,6
Taraxacum officinale	23,5	17,3	8,2	8,9	9,2

Tabelle 26.

Wassergehaltsdefizite verschiedener Arten an verschiedenen Standorten während der gleichen Trockenperiode am 26. 5. 31, 13 Uhr.

W = im Walde gesammelte Pflanzen. TT = Pflanzen vom Waldrand- und aus dem Trockengebüsch. B = im *Brometum* gesammelte Pflanzen. Geordnet nach steigenden Defiziten in Prozent des Sättigungsgewichts.

W	*Anemone Hepatica*	2,8	TT	*Corylus Avellana*	11,9
W	*Fraxinus excelsior*	3,2	TT	*Tamus communis*	12,6
W	*Anemone nemorosa*	3,8	TT	*Crataegus Oxyacantha*	12,7
W	*Prenanthes purpurea*	4,0	TT	*Evonymus europaeus*	12,7
W	*Quercus Robur*	4,2	TT	*Clematis Vitalba*	13,2
W	*Lamium Galeobdolon*	5,3	TT	*Lonicera Xylosteum*	13,2
W	*Asperula odorata*	5,3	TT	*Viburnum Opulus*	13,3
W	*Rubus serpens*	5,9	TT	*Prunus spinosa*	13,6
W	*Fragaria vesca*	6,1	TT	*Acer campestre*	14,0
TT	*Berberis vulgaris*	6,2	TT	*Prunus avium*	14,5
W	*Viola silvestris*	6,7	B	*Silene inflata*	15,1
W	*Fagus silvatica*	6,9	B	*Medicago Lupulina*	15,1
W	*Polygonatum multiflorum*	7,8	TT	*Pirus Malus*	15,7
W	*Vicia sepium*	8,2	TT	*Ligustrum vulgare*	15,8
W	*Melica nutans*	8,6	TT	*Rubus thyrsoideus*	16,5
W	*Poa nemoralis*	9,1	TT	*Rhamnus cathartica*	16,7
W	*Abies alba*	9,5	B	*Salvia pratensis*	18,0
W	*Coronilla Emerus*	10,7	TT	*Viburnum Lantana*	18,2
TT	*Cornus sanguinea*	10,7	TT	*Coronilla Emerus*	18,3
TT	*Rosa canina*	10,7	B	*Ranunculus bulbosus*	19,5
TT	*Sorbus Aria*	11,2	B	*Artemisia Absinthium*	21,6
B	*Bromus erectus*	11,6	B	*Chrysanthemum Leucanth.*	23,9
B	*Plantago lanceolata*	11,6	B	*Medicago sativa*	26,0

VI. Die ökologische Bedeutung der Wasserabgabewiderstände.

1. Diskussion der Widerstandsminima und -maxima.

So selbstverständlich das SCHIMPFERsche Postulat einer Wasserabgabehemmung der Xerophyten zu sein scheint, sind bis jetzt klare

Beweise dafür kaum erbracht worden. Seybold (1930) möchte das Verhältnis des Maximalwiderstandes zum Minimalwiderstand als Maß für die Xeromorphie eines Blattsystems hinstellen. In neuester Zeit haben aber gerade Schratz (1932) und Stocker (1931) nachdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß xeromorph noch lange nicht xerophytisch bedeutet. Ebenso lassen es meine ökologischen Messungen als ganz unwahrscheinlich erscheinen, daß der Seyboldsche Quotient bei der bisher üblichen Verwendung brauchbare Resultate liefern kann.

Gleiche Bedingungen für Mesophyten und Xerophyten zu schaffen, ist nämlich beinahe unmöglich. Es ist aber noch besonders schwer, wenn die Xerophyten Sonnenpflanzen, die Mesophyten ausgesprochene Schattenpflanzen sind. Bringt man an ihrem natürlichen Standort aufgewachsene Pflanzen unter veränderte Verdunstungs- *und* Lichtbedingungen, so treten ganz unübersichtliche Reaktionen auf, die vorläufig nur den Physiologen interessieren können. Zieht man Individuen der beiden Gruppen unter denselben Bedingungen auf, so stellen sich in vielen Fällen die Pflanzen so stark darauf ein, daß man nachher nicht mehr typische Mesophyten oder Xerophyten vor sich hat und unabhängig von der vermeintlichen Gruppenzugehörigkeit ähnliche Resultate erhält wie z. B. Dietrich (1925). Erwägt man aber den Gedanken, Pflanzen ähnlicher Lichtökologie (z. B. Fettmatte- und *Brometum*-Arten) unter gleichen Bedingungen (besonders der Bodenfeuchtigkeit) zu untersuchen, so erkennt man bald, daß die Forderung der beliebigen gleichen Bedingung nicht nur schwer zu erfüllen, sondern auch ganz unzweckmäßig, ja unmöglich ist.

Wie gerechtfertigt die Zurückhaltung gegenüber einer selektionistischen Deutung geringfügiger Versuchsergebnisse auch sei, darf man nämlich nie vergessen, daß unsere *Begriffe der Xerophyten* (= Pflanzen trockener Standorte; nicht immer Arten), *der Meso- und Hygrophyten* Gruppen von Pflanzen umfassen, die *auf Grund der Selektion* (d. h. der Existenz- und Konkurrenzfähigkeit unter bestimmten Lebens-, Umweltbedingungen) zusammengekommen sind. Natürlich ist diese ökologische Selektion erst durch entsprechende morphologisch-physiologische Eigenschaften der Arten ermöglicht worden. Aber wir dürfen, wie die bisherige Transpirationsforschung klargestellt hat, die ausschlaggebende Eigenschaft nicht in der Transpirationsmenge allein oder der xeromorphen Struktur allein suchen. Zudem ist es nicht einmal sicher, daß es gerade der Wasserfaktor war, der in jedem Einzelfall über die Zugehörigkeit einer Art zu einer der Gruppen entschied, so daß Resultate an Einzelarten oft recht paradox ausfallen können, obwohl es sich vielleicht um ein „typisches" Glied einer der genannten Gruppen handelte.

Neben dieser Forderung nach *Berücksichtigung aller bei der Selektion ausschlaggebenden Faktoren* ergibt sich aus dieser Überlegung auch die Forderung, vergleichende experimentelle Untersuchungen nur unter den

Bedingungen der stattgefundenen Selektionen vorzunehmen. Jeder Versuch unter anderen Bedingungen ist ein Beitrag zur Untersuchung einer anderen Artensonderung, einer anderen Gesellschaftsbildung und kann deshalb logischerweise keine Resultate zeitigen, die sich mit dem vorausgesetzten Xerophytenbegriff usw. vollständig decken.

Die Nichtbeachtung dieser zwei Grundforderungen sehe ich als Ursache für die Verwirrung im Xerophytenproblem an. Freilich stellen uns diese Forderungen vor schwierige Teilprobleme, die Erkenntnis der Selektionseigenschaften und der Selektionsbedingungen. Vorläufig können wir nur tastend vorgehen.

Wenn wir die assoziationsbildenden Selektionen erforschen wollen, ist es vielleicht das Richtigste, eine Gesellschaft mit extremer Ökologie zum Ausgangspunkt zu wählen, da wir dann mit einigermaßen bekannten und einfachen Selektionsbedingungen rechnen können. Können wir so den einen Fragenkomplex, die Bedingungen, als bekannt voraussetzen, so hat die Untersuchung des zweiten eher Aussicht auf Erfolg. Deshalb ist es gut, daß das Xerophytenproblem heute noch im Vordergrund steht. Allerdings kann es nicht das alleinige Problem des Transpirationsanalytikers sein, wird aber seine Wichtigkeit für den soziologisch und synökologisch eingestellten Forscher behalten.

Die Selektionsbedingungen sind für die Xerophyten in der Trockenheit des Standortes zu suchen, da man das gewöhnlich schon in der Definition des Xerophytenbegriffs ausdrückt. Deshalb mündet meiner Ansicht nach das *Xerophytenproblem* in dasjenige der *Dürreresistenz.* Es wird nicht uninteressant sein, die Wasserhaushaltsverhältnisse der Xerophytengesellschaften im kleinen zu untersuchen, gerade auch bei guter Wasserversorgung; aber eine Lösung des Xerophytenproblems kann logischerweise damit nicht angestrebt werden. Die täglichen Widerstandsminima und -maxima haben nur lose Beziehungen zum Xerophytenproblem, ebenfalls die Transpirationsraten. Erst die Widerstandsmaxima unter extremen Trockenheitsverhältnissen und die entsprechenden Transpirationsmengen können selektionistisch ausgewertet werden. Ähnliche Ansichten entwickelt Huber (1925, z. B. S. 11).

2. Das Problem der Dürreresistenz.

Die Schwierigkeit der Wasserversorgung eines einzelnen Blattes liegt darin, daß der Wasserzufluß zu klein wird oder aufhört. Deshalb betrachte ich als die wichtigste Selektionseigenschaft im allgemeinen das Ertragen und Überdauern des Wassermangels durch das Blatt selbst, in speziellen Fällen auch durch Stengel oder unterirdische Teile. Welche andere kann es sein als der *Blattwiderstand beim Welken* zusammen mit dem *Blattwassergehalt?* Ich halte deshalb die in Abschnitt III besprochenen Welkwiderstände einer ökologischen Verwertung wert. Der gleichen Ansicht ist ganz neuerdings auch Gradmann (1932), wenn er S. 560 schreibt,

„daß gerade der Wassergehalt während des Welkens für das Aushalten der Pflanzen an ihren Standorten vielfach entscheidend ist".

Welchen der vielen Welkwiderstände soll man aber als charakteristisch herausgreifen, und wie soll man den Wassergehalt in Rechnung setzen? Das beste wäre es wohl, die Welkwiderstandskurven zu integrieren vom Defizit 0 bis zu demjenigen Defizit, wo ernstliche Schädigungen des Blattes auftreten. Alle höheren und späteren Widerstände sind nutzlos für das Blatt selbst, vielleicht nicht ganz für die Pflanze. Die so erhaltene Größe steigt proportional dem Widerstand und dem nutzbaren Wassergehalt und stellt deshalb ein Maß für die Zeit dar, die eine Blattmasseneinheit unter bestimmten Einheitsbedingungen ohne Wasserzufuhr aushalten kann. So einleuchtend eine solche Größe ist, so schwierig ist sie an der zum Vergleich nötigen großen Artenzahl zu ermitteln. Nicht die Welkwiderstandskurven sind schwierig aufzunehmen; aber die Bestimmung des Wassergehalts der ersten Schädigung verlangt eine eingehende Untersuchung.

Da ich im Rahmen dieser Arbeit eine so weitschweifige Untersuchung unmöglich vornehmen konnte, beschränkte ich mich auf folgendes Vorgehen: Allen Welkwiderstandskurven wurde der Widerstand entnommen, der im Augenblick des beginnenden Schlaffwerdens sich in der Kurve durch einen kleinen Gipfel auszeichnet. Wo die Kurve keinen Gipfel aufweist, wurde der Widerstand dort entnommen, wo sie eine deutliche Richtungsänderung zum Flacherwerden aufweist. Auf eine Berücksichtigung des nutzbaren Wassergehalts mußte verzichtet werden; doch dürfte dieser bei den meisten untersuchten Arten soweit übereinstimmen, daß große Fehler nicht entstehen (fast keine Sukkulenten!). Diese an 95 Arten durchgeführten Messungen sind in Tabelle 27 wiedergegeben. w bedeutet den Flächenwiderstand in CGS, O die Oberflächenentwicklung in qcm/g. In allen Fällen ist der Quotient w/O berechnet, der in der Folge von Wichtigkeit sein wird. Die Resultate sind in Abb. 24 eingetragen. Die stark verschiedenen Flächenwiderstände machten die Anwendung eines logarithmischen Ordinatenmaßstabes notwendig.

Wenn man im Verteilungsdiagramm Abb. 24 für jede Artengruppe die Hauptachse der Streuungsellipsen (punktierte Linien) betrachtet, so sieht man, daß sie von links unten nach rechts oben steigt, und daß für jede Hauptachse näherungsweise gilt:

$$\mathbf{w/O = konstant.}$$

Das bedeutet, daß innerhalb einer Gesellschaftsgruppe (eine weitere Unterteilung ist vorläufig nicht durchführbar) die Arten *im Mittel* einem Gesetz folgen, das lautet w/O = konstant.

Bedeutung und Sinn dieser Gesetzmäßigkeit sind die folgenden:

1. Der *physikalische* Sinn der Gleichung w/O = konstant geht aus folgender Entwicklung hervor:

$$w/O = \frac{nCzF}{v} \cdot \frac{1}{O} = \frac{nCzF}{v} \cdot \frac{G_s}{F} = \frac{nCzG_s}{v} = w_s.$$

Tabelle 27.

Welkwiderstände beim Schlaffwerden. September und Oktober 1931.

Die Namen der Bestände bezeichnen hier eher Gesellschaftsverbände.

Erklärung S. 156.

		w	O	w/O
	Sumpfpflanzen:			
1	*Hypericum acutum*	12	107	0,11
2	*Filipendula Ulmaria*	20	149	0,14
3	*Nasturtium officinale*	23	103	0,23
4	*Caltha palustris*	24	95	0,26
5	*Cirsium oleraceum*	20	68	0,29
6	*Equisetum maximum*	18	62	0,29
7	*Epilobium parviflorum*	28	80	0,34
8	*Veronica Beccabunga*	45	131	0,35
9	*Mentha longifolia*	58	167	0,35
10	*Lysimachia vulgaris*	58	125	0,47
11	*Phragmites comm.*	62	99	0,62
12	*Parnassia palustris*	86	136	0,63
13	*Iris Pseudacorus*	34	48	0,72
14	*Juncus effusus*	58	54	1,08
15	*Carex elata*	143	114	1,25
16	*Juncus inflexus*	71	41	1,74
	Fettmattearten:			
17	*Trifolium repens*	65	139	0,47
18	*Chaerophyllum aureum*	42	98	0,47
19	*Rumex obtusifolius*	42	86	0,49
20	*Galium Mollugo*	42	82	0,51
21	*Chrysanthemum Leucanth.*	32	55	0,59
22	*Heracleum Sphondylium*	74	125	0,59
23	*Arrhenatherum elatius*	104	162	0,64
24	*Trifolium pratense*	102	125	0,82
25	*Ranunculus acer*	88	89	0,99
26	*Taraxacum officinale*	100	100	1,00
27	*Plantago maior*	100	97	1,04
28	*Chaerefolium silvest.*	130	98	1,32
29	*Dactylis glomerata*	311	128	2,43
	***Brometum*-Arten:**			
30	*Ranunculus bulbosus*	68	89	0,77
31	*Stachys recta*	81	96	0,84
32	*Satureia vulgaris*	107	107	1,00
33	*Bromus erectus*	100	99	1,01
34	*Centaurea Scabiosa*	71	64	1,11
35	*Silene inflata*	104	87	1,19
36	*Medicago sativa*	152	121	1,26
37	*Silene nutans*	104	79	1,31
38	*Knautia arvensis*	94	69	1,36
39	*Hypericum perforatum*	123	90	1,37
40	*Daucus Carota*	149	99	1,51
41	*Sanguisorba minor*	191	118	1,62
42	*Salvia pratensis*	136	77	1,77
43	*Thymus Serpyllum*	214	117	1,83
44	*Plantago lanceolata*	159	86	1,85
45	*Hippocrepis comosa*	139	72	1,93
46	*Hieracium Pilosella*	139	70	1,99
47	*Festuca ovina*	308	137	2,25
48	*Brachypodium pinnatum*	42	178	0,24
49	*Anthyllis Vulneraria*	165	59	2,80
	Einige weitere Xerophyten:			
50	*Prunus spinosa*	39	91	0,43
51	*Acer campestre*: feucht	117	135	0,86
52	*Acer campestre*: Standort trocken	157	127	1,24
53	*Asplenium Ruta muraria*	75	67	1,11
54	*Asplenium Trichomanes*	152	121	1,26
55	*Viburnum Lantana*	139	96	1,45
56	*Coronilla Emerus*	246	147	1,68
57	*Foeniculum vulgare*	67	40	1,69
58	*Verbascum thapsiforme*	65	26	2,50
59	*Sedum maximum*	84	14	6,00
60	*Nerium Oleander*	618	44	14,1
61	*Iris germanica*	486	31	15,7
	***Fagetum*-Arten:**			
62	*Melampyrum vulgatum*	48	194	0,25
63	*Campanula Trachelium*	39	100	0,39
64	*Helleborine latifolia*	49	98	0,50
65	*Acer Pseudoplatanus*	107	191	0,56
66	*Fraxinus excelsior*	107	141	0,76
67	*Lathyrus pratensis*	97	127	0,77
68	*Carex silvatica*	146	189	0,77
69	*Fragaria vesca*	168	187	0,90
70	*Quercus Robur*	178	174	1,02
71	*Fagus silvatica*	262	255	1,03
72	*Brachypodium silvaticum*	204	175	1,17
73	*Dryopteris Filix mas*	233	186	1,25
74	*Scrophularia nodosa*	152	116	1,31
75	*Vicia sepium*	185	131	1,41
76	*Carex alba*	233	158	1,48
77	*Prenanthes purpurea*	243	152	1,60
78	*Asperula odorata*	178	101	1,77
79	*Veronica officinalis*	311	155	2,01
80	*Viola silvestris*	373	177	2,11
81	*Oxalis acetosella*	415	195	2,13
82	*Hieracium murorum*	298	130	2,29
83	*Digitalis lutea*	195	78	2,50

Tabelle 27 (Fortsetzung).

		w	O	w/O			w	O	w/O
	Hartlaubarten des *Fagetums:*					**Einige Gymnospermen** (*Abies* oben Nr. 90).			
84	*Anemone Hepatica*	389	120	3,22					
85	*Pyrola rotundifolia*	392	110	3,56	92	*Juniperus communis*	380	65	5,8
86	*Pyrola secunda*	570	135	4,20	93	*Picea excelsa*	518	44	11,8
87	*Ilex Aquifolium*	253	56	4,51	94	*Taxus baccata*	960	58	16,5
88	*Vinca minor*	940	131	7,17	95	*Pinus silvestris*	890	50	17,8
89	*Buxus sempervirens*	840	103	8,18	96	*Pinus Strobus*	1260	65	19,4
90	*Abies alba*	648	62	10,5					
91	*Hedera Helix*	1490	112	13,3					

Tabelle 28. Mittelwerte zu Tabelle 27.
(Die Assoziationsnamen bezeichnen auch hier Gesellschaftsverbände.)

	Zahl	w	O	w/O		Zahl	w	O	w/O
Sumpfpflanzen	16	47,6	99	0,48	*Fagetum*-Arten	22	192	155	1,27
Kräuter . .	11	35,6	111	0,32	Kräuter . .	15	198	141	1,41
Grasartige .	5	73,5	71	1,03	Gräser . . .	3	194	174	1,14
Fettmattearten	13	91,3	106	0,86	Bäume . . .	4	164	190	0,84
Kräuter . .	11	70,3	99	0,71	Hartlaubarten				
Gräser . . .	2	207	145	1,43	des *Fagetums*	8	690	103	6,8
Brometum-Arten	20	130	91	1,43	Gymnospermen	6	776	57	13,6
Kräuter . .	17	129	82	1,57					
Gräser . . .	3	150	138	1,09					

Das Verhältnis w/O und die Konstante K ist nichts anderes als der *gewichtsbezogene Widerstand*, d. h. der Widerstand der auf 1 g Blattmasse bei Sättigung entfallenden Kutikularfläche.

2. *Geometrisch* stellt die Gleichung $w/O = K = w_s$ eine Gerade durch den Koordinatennullpunkt dar, und $K = w_s$ ist nichts anderes als das Steigungsverhältnis oder die Tangente des Neigungswinkels dieser Geraden mit der Abszisse. Wenn das Mittel der Konstanten für die Sumpfkräuter 0,32 beträgt, so bedeutet das, daß die Sumpfpflanzen im Mittel auf einer Geraden durch den Nullpunkt liegen mit der Neigung $\text{tg}\, a = 0{,}32$ (also $a = 18^0$). Die mittleren Kurven (Geraden) für die verschiedenen Artengruppen sind in Abb. 24 eingetragen.

3. Der *physiologisch-morphologische* Sinn dieser Gesetzmäßigkeit lautet in Worten: Der Welkwiderstand (Kutikularwiderstand ?) steigt linear und direkt proportional mit der Oberflächenentwicklung oder umgekehrt (die Umkehrung dürfte genetisch richtiger sein).

4. Der *synökologische* Sinn dieser Gesetzmäßigkeit ist der, daß sich Pflanzengesellschaften (oder doch Gesellschaftsverbände) verschiedener Wasserökologie durch eine Konstante, ihren gewichtsbezogenen Welkwiderstand, unterscheiden.

5. Der *autökologische* Sinn ist der, daß der der Art eigentümliche gewichtsbezogene Welkwiderstand ihre spezifischen Wasserbedürfnisse und damit ihre Gesellschaftsgruppenzugehörigkeit bestimmt. Immerhin

ist diese Auswertungsmöglichkeit mit Vorsicht anzuwenden, da mindestens die Streuung, vielleicht aber noch ein dritter Faktor, zu berücksichtigen sind.

Es bleibt uns noch die Aufgabe, diese Resultate zu diskutieren. Nicht nur die Xerophyten, auch die Mesophyten und Hygrophyten scheinen

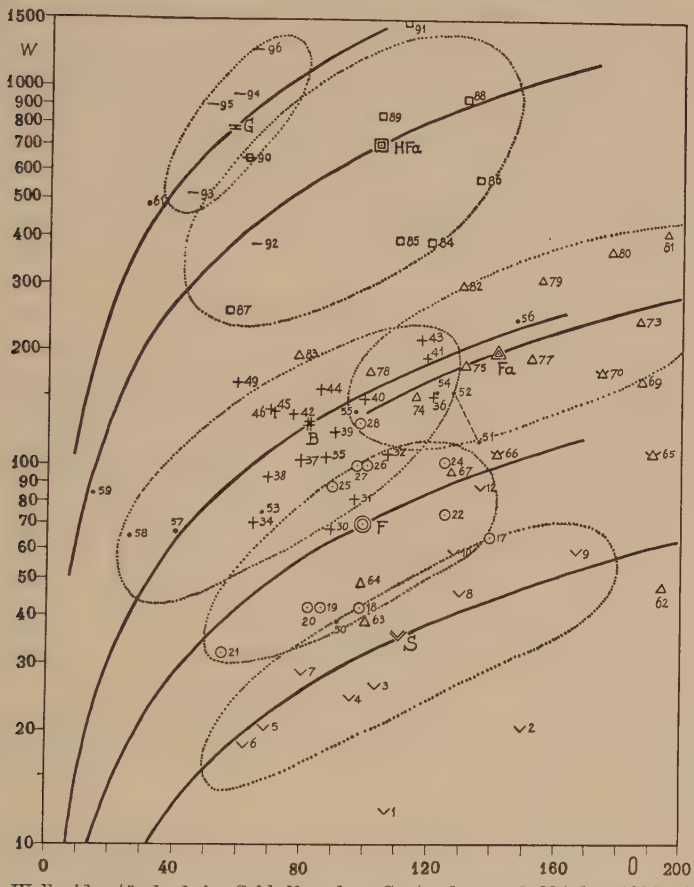

Abb. 24. Welkwiderstände beim Schlaffwerden. September und Oktober 1931. Abszisse: Oberflächenentwicklung O in qcm/g Sättigungsgewicht; Ordinate: Flächenwiderstand w in logarithmischem Maßstab; *S* Mittel der Sumpfkräuter (nach oben offener Winkel); *F* Mittel der Fettmattekräuter (Kreis); *B* Mittel der *Brometum*-Kräuter (Kreuz); *Fa* Mittel der *Fagetum*-Kräuter (Dreieck) (Bäume: 2 aufgesetzte Striche); *HFa* Mittel der Hartlaubarten des *Fagetums* (im weiteren Sinn) (Quadrat); *G* Mittel der Gymnospermen (horizontaler Strich). Einige weitere Xerophyten sind mit einem Punkt bezeichnet. Die Nummern entsprechen denjenigen in Tabelle 27.

in ihrer Wasserökologie einheitlich durch dieselben inneren Faktoren bedingt zu sein. Dieses Resultat deckt sich bis zu einem gewissen Grad mit den Feststellungen amerikanischer Autoren (vgl. z. B. Lundegårdh 1925, S. 213 f.), daß die Pflanzenformationen dem Niederschlags- und Verdunstungsklima entsprechend verbreitet sind.

Von großem Interesse sind die Beziehungen zwischen Flächenwiderstand und Oberflächenentwicklung. Nahm man bis dahin ziemlich unbestritten an, daß Pflanzen trockener Standorte kleinere Oberflächenentwicklung aufweisen als solche feuchter, so findet sich diese Regel in Abb. 24 dadurch ausgedrückt, daß die Streuungsellipsen eine gewisse Verschiebungstendenz von rechts unten noch links oben erkennen lassen. Darüber hinaus erkennt man innerhalb jeder Gesellschaftsgruppe eine so enge Beziehung zwischen Flächenwiderstand und Oberflächenentwicklung, eine gegenseitige *Abstimmung*, daß die für einzelne Gruppen gültige Regel zwischen den einzelnen Arten einer Gesellschaft überhaupt nicht mehr gilt. Damit haben wir wichtige Anhaltspunkte für die Wertung der Oberflächenentwicklung erhalten: mindestens der *Welkwiderstand* (evtl. Kutikularwiderstand) ist gleichzeitig in Betracht zu ziehen.

Es ist interessant festzustellen, daß Huber (1925) wesentliche Punkte dieser Verhältnisse vollständig richtig vorausgesehen hat. So schreibt er S. 12 seiner Arbeit: „Eine Einschränkung der Transpiration kann also entweder durch Ausbildung kleinerer Oberflächen oder durch erhöhten Transpirationsschutz der Oberhaut erzielt werden." Man hätte also vorstehende Untersuchungen direkt auf diese Überlegungen gründen können. Dabei hätte man auch irgendeine physikalisch-mathematische Definition des „Transpirationsschutzes" zugrunde legen müssen, ein Beweis mehr für das Bedürfnis nach Festlegung des Widerstandsbegriffs.

Für die Diskussion der Bezugseinheit bei Transpirationsversuchen liefern diese Untersuchungen insofern einen wichtigen Beitrag, als zum erstenmal in einem großen Versuch der Nachweis erbracht worden ist, daß die *gewichtsbezogene Größe* die weitaus *wichtigere* ist.

So überraschend das Ergebnis dieser Zusammenstellung ist, so darf nicht übersehen werden, daß sich manche neue untersuchungswürdige Frage daran anknüpfen läßt.

1. Die Variabilität des gewichtsbezogenen Welkwiderstandes an Blättern derselben Pflanze, an verschiedenen Individuen desselben Standorts, an den Individuen der verschiedenen Standorte ist zu untersuchen. (Vgl. *Acer campestre*, Tabelle 27, Nr. 51/52 und Abb. 24. Ähnlich ergab *Ilex Aquifolium* im Schatten des Waldes $w_s = 4{,}51$, an sonnigem Standort $w_s = 8{,}22$.)

2. Die Änderungstendenz mit der Jahreszeit dürfte interessante Ergebnisse liefern. Eine Herbstmessung an *Bromus erectus* lieferte mir gegenüber der Frühlingsmessung höheren Flächenwiderstand und kleinere Oberflächenentwicklung und damit einen gewichtsbezogenen Widerstand von 1,01 gegenüber 0,86 im Frühling. Fast alle meine Messungen sind Herbstmessungen und ergaben deshalb wohl eher Maximalwerte.

3. Die Untersuchung ist auf Assoziation und Fazies auszudehnen.

4. Die Stellung der Individuen einer Art innerhalb der Variabilitätsgrenzen dieser Art ist mit der soziologischen Wertigkeit dieser Art innerhalb des untersuchten Bestandes zu vergleichen.

5. Die recht verwunderliche Übereinstimmung des w beim *Brometum* und *Fagetum* ist für beliebige Tagestranspirationsergebnisse in gewissem Sinne schon von Dietrich (1925) festgestellt worden. Wenn dann die Flächentranspiration bei Xerophyten größer und scheinbar im Sinne Maximovs ausfiel, so ist nach den vorliegenden Untersuchungen eine direkte Verwendung solcher Resultate zur Entscheidung des Xerophytenproblems mindestens nicht sicher begründet, deshalb auch um so weniger, weil die Waldpflanzen eine gewisse Ausnahmestellung einnehmen. Ob sich diese Ausnahme dadurch erklärt, daß die Waldpflanzen doch eine hohe Dürreresistenz aufweisen und „nötig "haben (Trockenzeiten, Wurzelkonkurrenz mit den Bäumen), oder ob die von mir untersuchten Arten dem Standort entsprechend einer trockeneren Fazies des *Fagetums* angehören, oder ob eine geringere Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems hier ausschlaggebend ist, ist zu untersuchen. Es ist wohl möglich, daß der Hauptunterschied der *Brometum*- und *Fagetum*-Arten im Lichtoptimum zu suchen ist.

6. Daß dem Hartlaub Aufgaben zugeteilt sind, die Sommerlaub nicht besitzt, ist wohl unbestritten und deshalb seine Ausnahmestellung wohl erklärlich. Diesen Aufgaben ist nachzugehen (z. B. winterliche Austrocknungsgefahr). Die geringen Transpirationsraten der vorwiegend hartlaubigen Hochmoorarten von Firbas (1931) decken sich mit den von mir gefundenen hohen Welkwiderständen. Ob sich innerhalb der Hartlaubarten ähnliche Beziehungen des Welkwiderstandes zur Wasserökologie herausfinden lassen wie für die Kräuter, bleibt zu untersuchen. Schratz (1932) macht in seinen Versuchen mit *Rhododendron*-Arten auf Beziehungen zur Gesellschaftszugehörigkeit aufmerksam; eine ungefähre und rein relative Auswertung (fehlende Temperatur- und Dampfdruckangaben) seiner Welkversuche zeigt, daß mindestens drei wasserökologisch verschiedene Gruppen zu unterscheiden sind, die sich mit den Standortsangaben von Schratz ordentlich decken.

7. Einige wenige Gräser oder Grasartige ordnen sich dem in Abb. 24 dargestellten Kraut- und Baumtypus ziemlich gut ein; die Mehrzahl aber versagt so gründlich, daß eine gesonderte Untersuchung des Grastypus notwendig sein wird. Darauf hat ja Stocker (1928) nachdrücklich aufmerksam gemacht. Wenn Henrici(1927) so interessante Einzelheiten über südafrikanische Gräser berichtet, so dürfen wir die geringe Kenntnis der Wasserökologie europäischer Gräser auch nicht aus dem Auge verlieren; sie müssen mehr als bisher untersucht werden.

8. Arten, die aus der Streuungsellipse ihrer Gesellschaft herausfallen, sind näher zu prüfen. Das Herausfallen kann durch Zufälligkeiten bedingt sein, wie z. B. anormal langes Offenbleiben der Spalten (evtl. auch

arteigene Spaltenreaktion), macht aber vielleicht auch darauf aufmerksam, daß noch andere Faktoren zu beachten sind.

Die hier vertretene Auffassung, daß das Xerophytenproblem das Problem der Dürreresistenz sei, ist insofern bestätigt worden, als einer der wichtigsten Faktoren der Dürreresistenz, der gewichtsbezogene Welkwiderstand, sich als besonders wichtig bei der Artenverteilung auf wasserökologisch verschiedene Gesellschaftsverbände erwiesen hat. Wenn für den gewichtsbezogenen Welkwiderstand Verhältnisse im Sinne der Schimperschen Auffassung gefunden wurden, so darf man auch nicht vergessen, daß diese für Flächenwiderstände vielfach nicht gelten, daß aber insbesondere über die Widerstände bei offenen Spalten, wie sie Schimper und Maximov vorschweben, durch diese Welkwiderstandsuntersuchungen nichts ausgesagt ist.

Zusammenfassung.

1. Das Problem des Verdunstungs- und Transpirationswiderstandes, das von Seybold (1930) in Angriff genommen wurde, wird auf breitere Grundlage gestellt (Abschnitt I, 1, S. 46). Unter dem Gesichtspunkt, daß Verdunstungs- und Transpirationsmessungen zur Erreichung einer gewissen Vergleichbarkeit oft auf Einheitsbedingungen reduziert werden müssen, wurde eine der Seyboldschen ähnliche Widerstandsformel aufgestellt. Sie lautet:

$$w = 0{,}06 \cdot \frac{n\,C\,z\,F}{v} \left[cm^{-1}\,sek \right]$$

w = mittlerer Widerstand von 1 qcm einer Verdunstungsfläche in absoluten Einheiten
v = verdunstete Wassermenge in Milligramm
C = Wasserdampfkonzentrationsdifferenz in g/cbm
z = Versuchsdauer in Minuten
F = verdunstende Fläche in Quadratzentimetern
n = Korrektionsfaktor für Temperatur und Luftdruck
0,06 = Proportionalitätsfaktor zur Umwandlung in absolute Einheiten.

2. Die Anwendung dieser Formel auf den physikalischen Vorgang der Verdunstung führte zu der Erkenntnis, daß *ganz gesetzmäßige Konvektionen* den Diffusionsvorgang unterstützen. Sowohl absteigende als aufsteigende Konvektionen vermindern den Verdunstungswiderstand. Aber auch im konvektionsarmen Übergangsgebiet wird der Diffusionswiderstand, wie er aus den Anschauungen und Berechnungen Stefans folgt, nicht erreicht. Die modifizierende Wirkung dieser Strömungen auf die Diffusionsdampfhaube konnte durch Rauchversuche und mit Kobaltpapier veranschaulicht werden. Im Wärmegleichgewichtspunkt, wo die meisten Verdunstungsversuche angestellt werden, herrschen schwache absteigende Konvektionen (Abschnitt I, 2, S. 55).

3. Die erkannten Eigenschaften und Gesetzmäßigkeiten der Konvektionsströmungen führen einerseits zu zwanglosen Deutungen alter und neuer empirischer Befunde: der *Variabilität* der Verdunstungsmenge,

der Abhängigkeit der Verdunstung von der *Stellung der Verdunstungsfläche* und von Umgebungswiderständen, der Verdunstung *einzelner Teile* einer Fläche, der *Verdunstungsförderung durch Wind*, der Verdunstung von *Porenplatten* usw. Andererseits werden durch diese Erkenntnisse die Versuche zur Aufstellung einer allgemeingültigen *Verdunstungsformel* beleuchtet. Es wird versucht, Richtlinien für das weitere Vorgehen auf diesem Gebiet aufzustellen (Abschnitt I, 2, S. 76).

4. Die außerordentliche Wirksamkeit der *Konvektionsströmungen* für die *pflanzliche Transpiration* wird durch Versuche nachgewiesen (Abschnitt I, 3, a, S. 86).

5. Der *Kutikularwiderstand* liegt, wenigstens bei nicht extrem xeromorpher Ausbildung der Kutikula, zur Hauptsache *in der Dampfhaube* (Abschnitt I, 3, b, S. 88).

6. Für den *Stomawiderstand* kann für *Ranunculus acer* ein ähnlicher Nachweis erbracht werden. Eine Berechnung der einzelnen Widerstandskomponenten wird versucht (Abschnitt I, 3, c, S. 91).

7. Versuche über den *Einfluß des Windes* auf die Transpiration bestätigen und erweitern die Befunde von Firbas (1931) (Abschnitt I, 3, c, S. 94).

8. Die Möglichkeiten und Schwierigkeiten der Anwendung der *Kobaltprobe* für die Widerstandsbestimmung werden erörtert; ebenso für die Methode von Seybold und Füsser (1931) (Abschnitt I, 3, d, S. 106).

9. Die Bestimmung des *Wassergehaltsdefizits* von Pflanzenteilen durch Einstellen in Wasser in feuchter Kammer wird als zuverlässig befunden (Abschnitt II, 1, S. 111).

10. Eine neue Berechnungsweise für den *Wasserzufluß* eines Pflanzenteils aus den Kurven für die Transpiration und das Wassergehaltsdefizit wird angegeben (Abschnitt II, 4, S. 122).

11. Eine einfache Methode zur gravimetrischen Bestimmung der *Bodensaugkraft* aus Verdunstungsversuchen wird beschrieben (Anhang zu Abschnitt II, 2, S. 119).

12. Für den *Welkvorgang* werden gleichzeitige Messungen des Widerstandes und des Wassergehaltsdefizits durchgeführt, die zur Hervorhebung besonders wichtiger Welkstadien führen (Abschnitt III, 1 und 2, S. 123).

13. *Ökologische Transpirationsuntersuchungen* in der Trockenmatte, der Fettmatte und dem Buchenwald orientieren über die Größenordnung der Widerstände und Wassergehaltsdefizite in unseren einheimischen Pflanzengesellschaften. Auf eine Auswertung zur Entscheidung des Xerophytenproblems wird verzichtet zugunsten einer *kausal-physiologischen Deutung* der Versuchsergebnisse (Abschnitt IV, 2, S. 130).

14. Die physiologische und ökologische Bedeutung der *Wassergehaltsdefizite* kommt derjenigen der Hydratur von Walter nahe (Abschnitt II, 3, S. 120 und V, S. 152).

15. Das *Xerophytenproblem* wird vom Standpunkt der Selektion aus betrachtet. Es mündet so in das Problem der *Dürreresistenz*. Die daraus sich ergebenden experimentellen Untersuchungen haben gezeigt, daß der *gewichtsbezogene Welkwiderstand* einer Art ein physiologisch-ökologischer Index ersten Ranges ist. Es scheint, daß in vielen Fällen die Zugehörigkeit einer Art zu einer bestimmten Gesellschaftsgruppe fast ausschließlich durch diesen gewichtsbezogenen Welkwiderstand bedingt ist (Abschnitt VI, S. 153).

Literaturverzeichnis.

Arcichovskij, V. u. **N. Arcichovskaja:** Saugkraft der Pflanzen III. Die gravimetrische Methode der Saugkraftmessungen an den Blättern. Planta (Berl.) **14**, 528 (1931). — **Bachmann, Fr.:** Gedanken zur Transpirationsanalyse. Planta (Berl.) **16**, 526 (1932). — **Brown, H. T.** and **F. Escombe:** Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Phil. Trans. roy. Soc. Lond. B. **193**, 223 (1900). — **Burger, H.:** Physikalische Eigenschaften der Wald- und Freilandböden. Mitt. schweiz. Zentralanst. forstl. Versuchswesen **13** (Zürich 1922). — **Dietrich, M.:** Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. Jb. Bot. **65**, 98 (1925). — **Firbas, F.:** Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jb. Bot. **74**, 459 (1931. — Die Wirkungen des Windes auf die Transpiration. Ber. dtsch. bot. Ges. **49**, 443 (1931). — **Gradmann, H.:** Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. Jb. Bot. **62**, 449 (1923). — Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums I. Jb. Bot. **69**, 1 (1928). — Untersuchungen über die Abhängigkeit der Transpiration und des Welkens von den Wasserverhältnissen des Bodens. Jb. Bot. **76**, 558 (1932). **Grimsehl, E.:** Lehrbuch der Physik, 6. Aufl. Leipzig-Berlin 1923. — **Heilig, H.:** Untersuchungen über Klima, Boden und Pflanzenleben des Zentralkaiserstuhls. Z. Bot. **24**, 225 (1931). — **Henrici, M.:** Physiological plant studies in South Africa I and II. (11, 12) Dir. Veterinary Educ. Res., S. 619. Pretoria 1927. — **Huber, B.:** Untersuchungen über die Gesetze der Porenverdunstung. Z. Bot. **23**, 839 (1930). Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jb. Bot. **64**, 1 (1925). — **Jeffreys, H.:** Some problems of evaporation. Philosophic. Mag. VI. s., **35**, 270 (1918). — **Kohlrausch, F.:** Lehrbuch der praktischen Physik, 14. Aufl. Leipzig-Berlin 1923. — **Leick, E.:** Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Öffnungsweite unterseitiger und oberseitiger Stomata desselben Blattes. Jb. Bot. **67**, 771 (1928). — **Lundegårdh, H.:** Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925. — **Maximov, N. A.:** Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten. Jb. Bot. **62**, 128 (1923). — The plant in relation to water. Englische Übersetzung von R. H. Yapp. London 1929. — **Mittmeyer, G.:** Studien über die Abhängigkeit der Transpiration verschiedener Blattypen vom Licht und Sättigungsdefizit der Luft. Jb. Bot. **74**, 364 (1931). — **Müller-Pouillet III:** Lehrbuch der Physik. Braunschweig 1925/26. — **Pallich, J. v.:** Über die Verdunstung aus einem offenen kreisförmigen Becken. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **106**, 384 (1897). — **Pisek, A.** u. **E. Cartellieri:** Zur Kenntnis des Wasserhaushalts der Pflanzen I. Sonnenpflanzen. Jb. Bot. **75**, 195 (1931). — **Renner, O.:** Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora (Jena) **100**, 451 (1910). — **Schinz, H.** u. **R. Keller:** Flora der Schweiz, 4. Aufl. Zürich 1923. — **Schmidt, W.:** Der Massenaustausch in freier Luft und verwandte Erscheinungen. Hamburg 1925. — **Schratz, E.:** Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Pflanzen im Trockengebiete des südlichen Arizona.

Jb. Bot. **74**, 153 (1931). — Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Transpiration und Blattstruktur. Planta (Berl.) **16**, 17 (1932). — **Schröder, D.:** Über den Verlauf des Welkens und die Lebenszähigkeit der Laubblätter. Diss. Göttingen 1909. — **Seybold, A.:** Qualitativ-kinematische Betrachtung über die Transpirations- und Diffusionsverhältnisse von Flächen mittlerer Blattgröße. Planta (Berl.) **4**, 788 (1927). — Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration. Monogr. Bot. **2**. (Berlin 1929). — Die pflanzliche Transpiration I u. II. Erg. Biol. **5**, 29 (1929); **6**, 559 (1930). — Untersuchungen über die Transpirationswiderstände und über die Temperatur ägyptisch-arabischer Wüstenpflanzen. Planta (Berl.) **9**, 270 (1930). — Weitere Beiträge zur Transpirationsanalyse III. Eine Methode der differenzierten Transpirationsbestimmung in bewegter Luft. Planta (Berl.) **14**, 386 (1931). — **Seybold, A.** u. **K. Füsser:** Weitere Beiträge zur Transpirationsanalyse II. Eine Methode der differenzierten Transpirationsbestimmung in unbewegter Luft. Planta (Berl.) **14**, 77 (1931). — **Sierp, H.** u. **A. Seybold:** Weitere Untersuchungen über die Verdunstung aus multiperforaten Folien mit kleinsten Poren. Planta (Berl.) **9**, 246 (1929). — **Stålfelt, M. G.:** Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. Planta (Berl.) 8, 287 (1929). — Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. Planta (Berl.) **17**, 22 (1932). **Stefan, J.:** Versuche über die Verdampfung. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **68** (2), 385 (1873). — Über die Verdampfung aus einem kreisförmig oder elliptisch begrenzten Becken. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **83** (2), 943 (1881). — Über die Verdampfung und Auflösung als Vorgänge der Diffusion. Ann. Physik u. Chem. **41**, 725 (1890). — **Stocker, O.:** Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Botanische Abhandlungen 13. Herausg. v. K. Goebel, Jena 1928. — Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen I. Untersuchungen an der arktischen Baumgrenze in Schwedisch-Lappland. Jb. Bot. **75**, 494 (1931). — (Besprechung der Arbeit Seybolds, 1930.) Z. Bot. **24**, 348 (1931). — **Thomas, N.** and **A. Ferguson,:** On evaporation from a circular water surface. Philosophic. Mag. VI. s., **34**, 308 (1917). — **Tumanov, J. J.:** Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürreresistenz. Planta (Berl.) **3**, 391 (1927). — **Ursprung, A.:** Über die Ursache des Welkens. Beih. Bot. Zbl. **26**, 1 (1907). — **Ursprung, A.** u. **G. Blum:** Zwei neue Saugkraftmeßmethoden. Jb. Bot. **72**, 254 (1930). — **Vassiljev, J. M.:** Über den Wasserhaushalt von Pflanzen der Sandwüste im südöstlichen Kara-Kum. Planta (Berl.) **14**, 225 (1931). — **Walter, H.:** Protoplasma und Membranquellung bei Plasmolyse. Untersuchungen an *Bangia fuscopurpurea* und anderen Algen. Jb. Bot. **62**, 145 (1923). — Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena 1931. — (Besprechung der Arbeit von Schratz, 1931.) Z. Bot. **24**, 631 (1931).

Lebenslauf.

Am 27. Januar 1904 in Twann am Bielersee geboren, durchlief ich die Primar- und die Sekundarschule in Spiez. Ab Frühjahr 1920 besuchte ich die Literarabteilung des Städtischen Gymnasiums Bern und bestand im Herbst 1924 die Reifeprüfung. Darauf erwarb ich mir an der Universität Bern nach dem fünfsemestrigen Kurs der Lehramtschule im Frühjahr 1927 das Sekundarlehrerpatent. Mein botanisches Spezialstudium begann ich im Frühjahr 1928. Soziologische Studien unter der Leitung von Herrn Dr. W. Lüdi und die Aufnahme einer wirtschaftlichen Vegetationskarte des Simmentals beschäftigten mich in den Sommern 1928 und 1929. Als Nebenfrucht dieser Untersuchungen wurde der botanische Abschnitt der Heimatkunde des Simmentales verfasst. Nach einem durch plötzliche Erkrankung bedingten Unterbruch konnte ich im Mai 1931 meine Dissertation beginnen und im Frühjahr 1932 abschliessen.

Max Welten.